Volume 11. — N° 4 Octobre-Novembre-Décembre 1960

RÉPUBLIQUE FRANÇAISE
MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE

ANNALES DE L'INSTITUT NATIONAL
DE LA
RECHERCHE AGRONOMIQUE

SÉRIE C

ANNALES
DES ÉPIPHYTIES

PATHOLOGIE VÉGÉTALE - ZOOLOGIE AGRICOLE
PHYTOPHARMACIE

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

COMMONWEALTH MYCOLOGICAL
17 MAY 1961

AVIS AUX LECTEURS

La liste des Annales publiées par l'Institut s'établit comme suit au 1er janvier 1961 :

ANNALES AGRONOMIQUES. — Agronomie générale et science du sol — 6 fascicules par an.

ANNALES DE PHYSIOLOGIE VÉGÉTALE. — 4 fascicules par an.

ANNALES DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES. — 4 fascicules par an.

ANNALES DES ÉPIPHYTIES. — 4 fascicules par an.

ANNALES DE L'ABEILLE. — 4 fascicules par an.

ANNALES DE ZOOTECHNIE. — 4 fascicules par an.

ANNALES DE TECHNOLOGIE AGRICOLE. — 4 fascicules par an.

Une nouvelle série sera publiée en 1961 : **LES ANNALES DE BIOLOGIE ANIMALE, BIOCHIMIE, BIOPHYSIQUE** — 4 fascicules par an.

PUBLICATIONS RÉCENTES :

LA PHYSIOLOGIE DE L'INSECTE : Les grandes fonctions, le comportement, écophysiologie, par R. Chauvin. Un fort volume relié de 918 pages ..... **35** NF ; Franco ..... **38** NF

LA PHYSIOLOGIE DU VER A SOIE, par J.-M. Legay. Une plaquette brochée..... **8** NF ; Franco ..... **8,50** NF

VIENT DE PARAITRE :

MALADIES A VIRUS DES PLANTES ET MÉTHODES DE LUTTE, par P. Cornuet. Un ouvrage in-8° cartonné de 440 pages ..... **35** NF
Franco ..... **38** NF

PROTECTION ACOUSTIQUE DES CULTURES ET AUTRES MÉTHODES D'EFFAROUCHEMENT DES OISEAUX, par R.-G. Busnel et G. Giban. Un ouvrage 17 × 24,5, cartonné de 240 pages..... **25** NF ; Franco..... **28** NF

Les commandes d'ouvrages doivent être adressées au Régisseur des publications, 149, rue de Grenelle, Paris-VII^e^.

Règlement : par chèque bancaire à l'ordre du Régisseur des publications, par virement postal, à son compte courant : Paris 9064-43 ou par bons U.N.E.S.C.O.

INFLUENCE DE QUELQUES FACTEURS ÉCOLOGIQUES SUR LES FLUCTUATIONS DE POPULATION D'UNE BIOCÉNOSE PARASITAIRE :

Étude relative à quelques Hyménoptères (Ophioninae, Diospilinae, Euphorinae) parasites de divers Coléoptères inféodés aux Crucifères

PAR

P. JOURDHEUIL

Station centrale de Zoologie agricole, Versailles.

PLAN DU MÉMOIRE

I. — Le complexe Plante — Insectes phytophages — Ennemis naturels.

A. — La Plante.

B. — Les Insectes phytophages.
1. Caractères biologiques.
2. Relations avec la Plante-hôte.

C. — La faune entomophage.
1. Les prédateurs.
2. Les parasites autres que les Hyménoptères.
3. Les Hyménoptères parasites.

D. — Conclusions.

II. — Caractères morphologiques et biologiques des diverses sous-familles d'Hyménoptères parasites.

A. — *Ophioninae* (*Thersilochina*).
1. Caractères morphologiques et biologiques de *Thersilochus melanogaster* THOMS.
2. Caractères biologiques des autres espèces.

B. — *Diospilinae*.
1. Caractères morphologiques et biologiques de *Diospilus morosus* REINH.
2. Caractères biologiques des autres espèces.

C. — *Euphorinae*.
1. Caractères morphologiques et biologiques de *Microctonus melanopus* RUTHE.
2. Caractères biologiques des *Euphorinae* parasites de *Phyllotreta sp.*
3. Caractères biologiques d'un parasite secondaire *Mesochorus phyllotretae* JOURDH.

D. — Conclusions.

III. — Influence des facteurs climatiques sur l'arrêt d'activité imaginal des Thersilochina

A. — Etude de l'arrêt d'activité imaginal de *Thersilochus melanogaster* THOMS.

B. — Etude de la diapause de quelques autres *Thersilochina*.

C. — Influence des facteurs thermiques sur l'élimination de la diapause.
1. Historique.
2. Elevage à des températures constantes.
3. Elevage à des températures successives.
4. Elevage à des températures alternées.

D. — Conclusions.

IV. — Influence des facteurs climatiques sur la fonction ovarienne des Thersilochina.

A. — Croissance ovocytaire au cours de la diapause.
1. Structure de l'ovariole. Méthodes d'étude.
2. Croissance ovocytaire de *Th. melanogaster*.
3. Croissance ovocytaire des autres espèces.

B. — Etude expérimentale de l'influence de la température sur la fonction ovarienne.
1. Etude de la fonction ovarienne en période de reproduction.
2. Etude de la fonction ovarienne en période de diapause.

C. — Conclusions.

V. — Influence du végétal.

A. — Action directe du végétal.
1. Historique.
2. Influence de la Plante sur la densité de la population parasitaire.
3. Influence de la Plante sur l'activité parasitaire.

B. — Action indirecte du végétal.
1. Influence de la Plante sur la répartition chronologique et spatiale des Méligèthes.
2. Influence de la Plante sur l'abondance et la répartition des autres Insectes phytophages.

C. — Conclusions.

VI. — Interactions hôte-parasite.

A. — Installation du parasite à l'intérieur de son hôte.
1. Résistance morphologique et éthologique de l'hôte.
2. Mauvaise adaptation physiologique.

B. — Réactions d'enkystement.
1. Historique.
2. Cas de faux enkystements ou d'enkystements douteux.
3. Etude morphologique des réactions d'enkystement.
4. Caractères biologiques des réactions.
5. Caractères physiologiques des réactions.
6. Importance des réactions d'enkystement.

C. — Ajustements physiologiques entre le développement de l'hôte et celui du parasite.
1. Historique.
2. Influence de la diapause de l'hôte sur le développement du parasite.
3. Relations entre la croissance larvaire de l'hôte et celle du parasite.

D. — Action du parasite sur l'hôte.
1. Influence du parasite sur le développement de l'hôte
2. Influence du parasite sur la reproduction de l'hôte.

E. — Conclusions.

VII. — Interactions entre parasites.

A. — Distribution des parasites.
1. Historique.
2. Distribution des *Howardula* (Nématodes).
3. Distribution des *Euphorinae* parasites imaginaux.
4. Distribution des Hyménoptères parasites larvaires.

B. — Compétition entre les Hyménoptères parasites.
1. Historique.
2. Mode d'élimination des parasites surnuméraires.
3. Incidence sur la multiplication des parasites.

C. — Conclusions.

VIII. — Influence des facteurs écologiques sur les fluctuations de population.

A. — Les théories sur l'équilibre des populations.

B. — Déterminisme des fluctuations de population.
1. Cas des parasites imaginaux.
2. Cas des parasites larvaires polyvoltins.
3. Cas des parasites larvaires univoltins.

C. — Conclusions.

IX. — Résumé, conclusions générales.

X. — Références bibliographiques.

I. — LE COMPLEXE PLANTE-INSECTES PHYTOPHAGES-ENNEMIS NATURELS

Les recherches ayant trait aux relations entre les Insectes entomophages et leur milieu ont été principalement effectuées au laboratoire. Les expérimentateurs se sont limités à l'étude de l'influence d'un facteur écologique donné sur un caractère éthologique, biologique ou physiologique bien précis de telle ou telle espèce parasitaire. Les résultats obtenus ne sont valables que par rapport à un milieu prédéterminé souvent étroitement limité dans l'espace et dans le temps.

Dans la nature, les problèmes sont beaucoup plus complexes car il existe des interrelations très étroites entre les divers facteurs écologiques

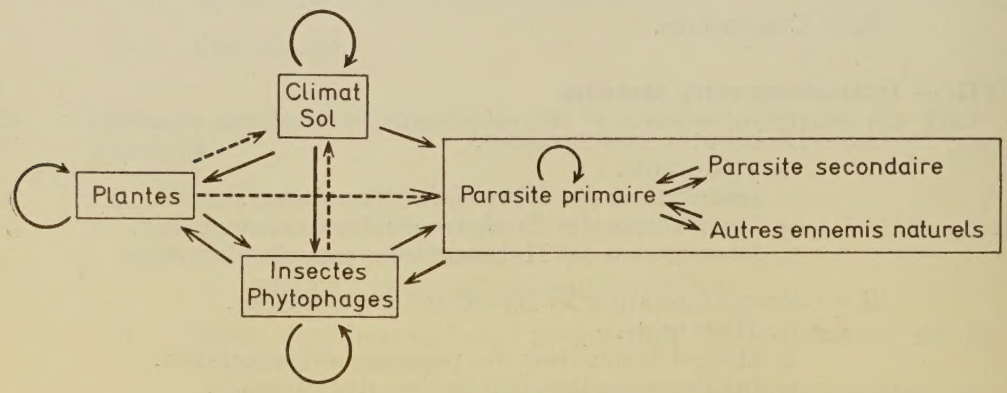

FIG. 1. — Interactions entre les divers facteurs du milieu (en trait continu : action principale ; en trait interrompu : action secondaire).

(fig. 1). Toute modification apportée à l'un d'entre eux perturbe, par une série de réactions en chaîne, les caractères des autres constituants du milieu. L'effet global d'un facteur sur l'abondance et la répartition d'un Insecte entomophage est la résultante de multiples actions directes ou indirectes dont les effets individuels sont complexes et souvent contradictoires.

La recherche du déterminisme des fluctuations de population d'une biocénose parasitaire dans les conditions naturelles nous conduit donc à analyser les diverses relations d'interdépendance qui existent entre les divers facteurs du milieu. Nous commencerons par l'étude du complexe Plante-Insectes phytophages-Ennemis naturels.

A. — LA PLANTE

De nombreuses espèces ou variétés de Crucifères sont cultivées comme plantes potagères, fourragères, oléagineuses ou ornementales. La plupart appartiennent au genre *Brassica* : le Chou (*B. oleracea* L.), la Rave et la Navette (*B. rapa* L. var. *rapifera* et *oleifera*), le Navet et le Colza (*B.*

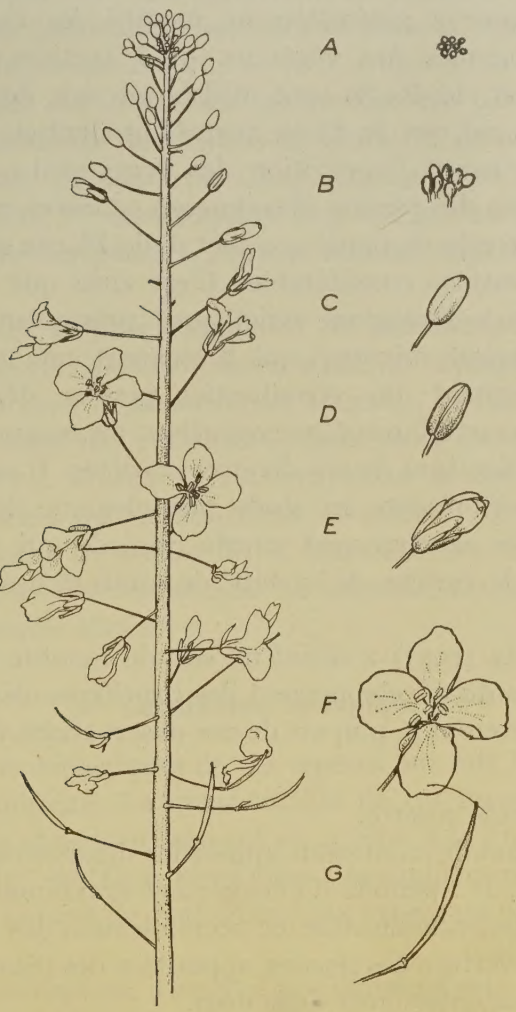

FIG. 2. — Divers stades phénologiques d'une Crucifère (Colza d'hiver *Hohenheimer*).

napus L. var. *esculenta* et *oleifera*), le Rutabaga (*B. napus* L. var. *napobrassica*), la Moutarde Noire (*B. nigra* KOCH.). On rencontre, néanmoins, plusieurs espèces utiles dans d'autres genres : la Moutarde Blanche (*Sinapis alba* L.), le Radis Rouge et le Raifort (*Raphanus sativus* L. var. *vulgaris* et *niger*), la Giroflée (*Cheiranthus cheiri L.*) ,le Cresson (*Nasturtium officinale* R. Br.).

La flore spontanée et adventice est composée aussi de plusieurs plantes très communes appartenant à cette famille : la Moutarde Sauvage ou Sanve (*Sinapis arvensis* L.), la Ravenelle (*Raphanus raphanistrum* L.), la Capselle ou Bourse-à-Pasteur (*Capsella bursapastoris* MOENCH.), le Thlaspi ou Tabouret (*Thlaspi arvense* L.) et plus accidentellement le Passerage (*Lepidium campestre* R. Br.). Ces espèces peuvent être trouvées à divers stades végétatifs durant la majeure partie de l'année.

En raison de la spécialisation de la production végétale ou de nécessités culturales, l'Homme a profondément modifié les caractères morphologiques et biologiques des végétaux qu'il cultive. Certains tels que la Rave, le Navet, le Radis sont utilisés en vue de la production de racines ; d'autres tel que le Chou, pour la production du feuillage ; leur récolte s'effectue avant l'apparition des fleurs et des siliques. Au contraire, dans les cas des plantes oléagineuses cultivées en vue de l'obtention de graines, le cyle végétatif complet de la Plante est respecté mais il subit des modifications considérables. C'est ainsi que l'on a sélectionné des variétés à cycle biologique strictement printanier, d'autres à cycle biologique strictement hivernal qui présentent une notable résistance au froid et nécessitent une vernalisation pour se développer. D'autre part, on s'est encore efforcé d'homogénéiser au maximum les stades de croissance et de floraison de ces diverses variétés. Il en résulte que chacune d'entre elles présente un stade phénologique défini pendant une période de l'année extrêmement courte, période qui varie en fonction de l'espèce et de la variété, de la date de semis et des conditions climatiques.

BONNEMAISON (1957) a défini un certain nombre de stades phénologiques au cours du développement des Crucifères oléagineuses, plantes sur lesquelles porteront la plupart de nos observations ultérieures (fig. 2).

Stade O : stade rosette.

Stade A : début de montaison, apparition des boutons floraux groupés.

Stades B, C, D : période d'allongement maximum de la tige et de l'inflorescence ; individualisation et accroissement des boutons floraux.

Stade E : ouverture des sépales, apparition des pétales.

Stade F : épanouissement de la fleur.

Stade G : arrêt de croissance de la plante, chute des pétales, apparition de la jeune silique.

Stades H, I, J : allongement et maturation de la silique.

Il y a généralement, sur une même inflorescence, plusieurs dizaines de fleurs qui sont à des stades différents (B, C, D, E, F). Nous dirons que l'inflorescence est au stade moyen C si la plus forte proportion d'organes floraux se trouve à ce stade.

B. — LES INSECTES PHYTOPHAGES.

Les Coléoptères phytophages vivant sur les Crucifères appartiennent en quasi-totalité à trois familles : *Nitidulidae*, *Chrysomelidae* (sous-famille des *Halticinae*), *Curculionidae* (sous-famille des *Calandrinae*).

D'après les travaux récents de NOLTE et FRITZSCHE (1952) et de FRITZSCHE (1955, 1957), une dizaine d'espèces de *Nitidulidae* peuvent se rencontrer sur ces plantes. Elles appartiennent toutes au genre *Meligethes*. Deux espèces sont particulièrement abondantes et ubiquistes ; ce sont *M. aeneus* F. et *M. viridescens* F.

La sous-famille des *Halticinae* est représentée par le genre *Phyllotreta* groupant l'ensemble des Altises du Chou (*P. aerea* All., *P. atra* F., *P. cruciferae* GOEZE, *P. consobrina* CURT., *P. nigripes* F., *P. nemorum* L., *P. undulata* KUTSCH., *P. vittula* REDT.) et par le genre *Psylliodes* avec une seule espèce, *P. chrysocephala* L., communément appelée l'Altise d'hiver du Colza.

La sous-famille la plus abondante est incontestablement celle des *Calandrinae*. Le genre *Ceuthorrhynchus* renferme la plupart des espèces : le Charançon galliforme (*C. pleurostigma* MARSH.), le Charançon des tiges (*C. napi* GYLL.), celui des pétioles (*C. quadridens* PANZ.) et des siliques (*C. assimilis* PAYK.). D'autres *Ceuthorrhynchus* se rencontrent sporadiquement, notamment sur les Crucifères adventices : *C. picitarsis* GYLL., *C. contractus* MARSH., *C. erysimi* F., *C. sulcicollis* PAYK. Le genre *Baris* possède trois espèces très communes : *B. laticollis* MARSH., *B. caerulescens* SCOP. et *B. chlorizans* GERM.

1° Caractères biologiques.

Les caractères biologiques de ces espèces ont fait l'objet de travaux extrêmement nombreux. La quasi-totalité de ces Insectes n'ont qu'une génération par an et se transforment en adultes à la fin du printemps ou dans le courant de l'été. Ils entrent alors très rapidement en diapause. La durée de cet état permet de distinguer deux types très différents de cycles biologiques.

Chez certaines espèces, il s'agit d'une diapause estivale qui dure deux à trois mois. Les adultes reprennent leur activité à la fin de l'été et se reproduisent durant l'automne, l'hiver et parfois même au printemps suivant. L'hibernation se fait à différents stades : œufs, larves et adultes (BONNEMAISON et JOURDHEUIL, 1954).

Pour les autres Insectes phytophages, l'élimination de la diapause nécessite un séjour au froid. La reprise d'activité a lieu, suivant les espèces, à la fin de l'hiver ou au début du printemps. La période de ponte est généralement moins étalée que dans le cas de Coléoptères à diapause estivale.

Le développement larvaire et nymphal s'effectue au printemps et en été. Quel que soit le cycle biologique, les adultes de première génération ont presque totalement disparu au moment où apparaissent ceux de deuxième génération. L'importance numérique des captures de Coléoptères adultes donne une idée assez précise des caractères spécifiques de cette diapause (fig. 3).

Des dissections périodiques de *Phyllotreta* ont montré que quelques espèces appartenant à ce genre pouvaient avoir une deuxième génération durant l'été. Il s'agit de *Phyllotreta aera, P. consobrina* et *P. undulata*. La

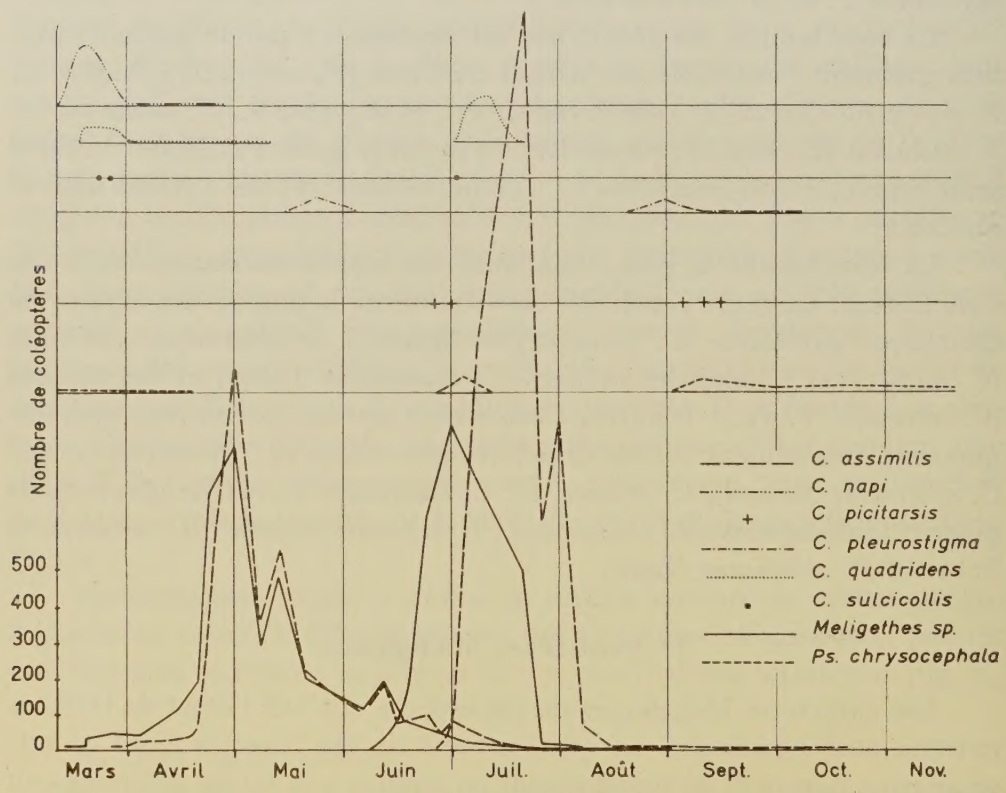

FIG. 3. — Importance respective des captures de Coléoptères adultes effectuées au filet fauchoir (Crucifères oléagineuses, Versailles, 1953). Chaque point ou croix correspond à la capture d'un seul insecte.

spermatogenèse s'effectue facilement ; par contre, la vitellogenèse est souvent partielle et s'accompagne de phénomènes de résorption. *C. pleurostigma* présente la particularité d'avoir deux populations univoltines à cycle biologique différent ; l'une a une diapause estivale et se reproduit à l'automne ; l'autre présente une diapause hivernale et se reproduit au printemps.

Les Coléoptères adultes ont une faculté de dispersion considérable et peuvent s'abattre sur des cultures situées à plusieurs kilomètres de leur point de départ. Toutefois des vols aussi soutenus n'ont généralement

lieu qu'au moment de la reprise d'activité imaginale, pendant la période de maturation sexuelle.

2° Relations avec la Plante-hôte.

Les Coléoptères adultes ne s'attaquent pas indifféremment aux diverses plantes de la famille des Crucifères ; chaque Insecte phytophage ne se rencontre que sur un nombre limité de genres ou d'espèces végétales. Cette oligophagie est vraisemblablement due à des particularités morphologiques, physiologiques ou biochimiques du végétal qui n'ont pas encore été précisées. L'abondance et la répartition des adultes peuvent encore être profondément modifiées par les conditions microclimatiques créées par la Plante et surtout par le stade phénologique atteint par celle-ci. En effet, certaines espèces phytophages s'alimentent aux dépens d'un organe bien déterminé tributaire d'une plante parvenue à un stade végétatif donné : cotylédons pour les *Phyllotreta* sp., jeunes tiges pour *C. napi*, boutons floraux pour *Meligethes* sp. et fleurs pour *C. assimilis*. En raison de ces préférences alimentaires, un décalage de végétation entre deux cultures voisines comportant une même variété de Crucifères provoque des variations chronologiques considérables dans la densité relative des Coléoptères sur ces deux parcelles.

Notons que les adultes de quelques espèces s'alimentent, mais de façon généralement temporaire, sur d'autres familles végétales. *Phyllotreta vittula* a été observé sur les Capucines et fait de gros dégâts sur les Céréales. Au moment de leur reprise d'activité en mars-avril, les Méligèthes peuvent se rencontrer sur les fleurs de Salicinées, Rosacées, Ombellifères étant donné l'absence ou la rareté des inflorescences de Crucifères à cette époque (Müller, 1941).

Chaque espèce phytophage vit à l'état larvaire dans un organe précis de la Plante. Dans le cas des Altises, la ponte a lieu dans les interstices du sol et la larve néonate va à la recherche de l'organe qu'elle colonisera. La plupart des espèces du genre *Phyllotreta* vivent aux dépens des radicelles, à l'exception de *P. nemorum* qui fore des galeries dans le limbe foliaire. Cet Insecte est surtout abondant sur les végétaux à port bas et étalé (*Sinapis arvensis*). *Psylliodes chrysocephala* pénètre dans la Plante à la partie supérieure des pétioles qui est dépourvue de faisceaux libéro-ligneux. Les larves vivent dans cet organe au premier et au deuxième âges puis ont tendance, au dernier âge, à envahir l'intérieur de la tige. Pour les autres familles de Coléoptères, la localisation de la larve est liée au comportement de ponte des adultes où interviennent une succession de réflexes chimiotactiques voisins de ceux analysés par Grison et Chevalier sur *Anthonomus cinctus*. Les œufs de chaque espèce de Charançon ou de Méligèthe

sont déposés dans un organe du végétal qui se trouve à un stade phénologique précis.

Jeune pivot racinaire	: *Baris laticollis*
Jeune collet de Crucifères au stade O	: *C. pleurostigma*
Sommet de la tige en cours d'élongation stades A à F	: *C. napi*
Bouton floral stade B et C	: *Meligethes* sp.
Jeune silique stade G	: *C. assimilis*
Jeune pétiole	: *C. quadridens*
Limbe de jeunes feuilles	: *C. contractus*
Nervure	: *C. Rübsaameni*

Ce comportement explique l'importance que peut avoir le synchronisme entre l'apparition d'un stade phénologique défini de la Plante et la période de reproduction d'un Insecte phytophage. L'absence d'une telle coïncidence est à l'origine de l'immunité partielle ou totale de certaines espèces ou variétés de Crucifères. Ainsi, la période d'élongation des tiges de Colza de printemps se situe généralement après la période de ponte de *C. napi* ; ces espèces végétales ne sont pas attaquées sauf si un printemps froid et humide augmente la longévité des Insectes (1954). Le synchronisme entre la croissance des Crucifères d'hiver et l'apparition des adultes de *C. napi* est toujours imparfait ; il en résulte des écarts annuels considérables de la densité larvaire (JOURDHEUIL, 1955).

Ces observations permettent de souligner le rôle important que joue l'Homme par le choix de certaines espèces ou variétés ou par la modification de leurs caractères biologiques. Des Insectes phytophages tels que *Meligethes* et *C. assimilis* ne pourront se développer sur certaines plantes tels que le Radis ou la Rave qui sont récoltées avant l'apparition du stade floral. D'autre part, la sélection de variétés à cycle végétatif très homogène raccourcit la période d'apparition des divers stades phénologiques et diminue sensiblement la période de vie larvaire des Coléoptères. Enfin, par la modification de la date de semis ou du cycle végétatif d'une espèce de Crucifère, l'Homme provoque des décalages importants dans la période d'apparition des divers Insectes phytophages à l'état larvaire (cas de *Meligethes* sp. sur Colza d'hiver et de printemps : fig. 31, p. 572).

C. — LA FAUNE ENTOMOPHAGE

1° Les prédateurs.

Nous nous sommes limité dans cette étude à des prises d'échantillons à différentes époques de l'année, soit à l'intérieur des végétaux, soit à la surface ou à l'intérieur du sol de la culture. Nous avons ensuite précisé

au laboratoire les caractères biologiques et les mœurs alimentaires des diverses espèces récoltées.

Aux stades larvaire ou imaginal, les différents Insectes phytophages sont assez peu sensibles à l'action des prédateurs en raison de leurs caractères morphologiques, biologiques ou éthologiques (forte chitinisation, aptitude au saut ou thanatose dans le cas des adultes, protection offerte par le végétal dans le cas des larves). Le prédatisme s'exercera surtout aux dépens des stades inactifs souterrains : œufs, prénymphes et nymphes.

Les œufs d'*Halticinae* sont détruits par plusieurs Coléoptères : adultes de *Trechus quadristriatus* Schrank., larves de *Rhagonica limbata* L., *Cantharis fusca* L. et surtout *Cantharis livida* L. var. *rufipes*. Les caractères morphologiques et biologiques des *Cantharidae* ont déjà fait l'objet d'études détaillées de la part de Beauregard (1888), Verhoeff (1917) et Payne (1916).

Nous avons constaté que les adultes de *Cantharis livida* apparaissent à la fin du mois de mai et au début du mois de juin, époque à laquelle on les rencontre fréquemment sur les inflorescences de Céréales ou de Crucifères dont ils se nourrissent. La vie imaginale est assez brève. Au laboratoire, les femelles déposent une ponte unique de 700 à 800 œufs agglutinés par un mucilage. L'éclosion a lieu 15 jours après la ponte. Les jeunes prélarves restent accolées les unes aux autres pendant 24 heures, muent et commencent à se disperser. Ces protolarves vivent aux dépens de leurs réserves embryonnaires et muent à nouveau au bout de cinq à six jours pour donner une larve de premier âge. Plusieurs âges se succèdent durant l'été au fur et à mesure de la croissance larvaire. Durant cette période, nous n'avons pu déceler de mœurs prédatrices qui semblent apparaître seulement à l'avant-dernier âge, c'est-à-dire à la fin du mois de septembre. En une seule nuit, *C. livida* peut alors consommer plusieurs centaines d'œufs de *P. chrysocephala* L. qui constituent son alimentation normale dans les conditions naturelles. Ces larves prédatrices qui arrivent au dernier âge à la fin du mois d'octobre, subissent, durant l'hiver, un arrêt de développement et se nymphosent au début du printemps.

Dans les conditions de grande culture, *C. livida* est obligé de passer d'une parcelle de l'année précédente dans un nouvel emblavement de Colza d'hiver pour trouver des hôtes disponibles. Ces champs se trouvent souvent à plusieurs centaines de mètres. Une telle distance doit gêner considérablement la multiplication de l'espèce. L'alimentation ne s'effectue d'ailleurs qu'aux dépens des pontes précoces de l'Altise (septembre, octobre) et n'a pas d'incidence marquée sur la multiplication des hôtes.

En raison de la protection offerte par les tissus végétaux aux larves mineuses, celles-ci sont pratiquement à l'abri des prédateurs. Cependant

un Diptère *Anthomyidae*, *Phaonia trimaculata* BOUCHÉ, s'attaque fréquemment aux larves de *C. napi* et *C. quadridens* (JOURDHEUIL 1955). Les mœurs prédatrices de cet Insecte avaient été soupçonnées en 1949 par GUNTHART. Elles ont été confirmées ultérieurement par FRITZSCHE (1955). Les œufs de ce Diptère sont déposés, à l'intérieur de la plante, aux orifices de sortie des larves de Coléoptères ou, plus fréquemment, au niveau des éclatements de la tige consécutifs aux attaques de *C. napi*. La ponte a lieu à la fin du mois d'avril et au cours de la première quinzaine de mai. La jeune larve de *P. trimaculata* trouve facilement ses proies groupées dans une vaste cavité de la moelle à l'intérieur de laquelle elle peut facilement se déplacer Elle ne consomme jamais entièrement les larves de Charançons mais passe successivement de l'une à l'autre et leur injecte une salive très active qui provoque une mélanisation progressive des tissus internes de la proie.

Plusieurs facteurs limitent l'efficacité de ce prédateur. Il apparaît à une époque où une proportion importante de larves de *C. napi* ont terminé leur développement et sont enfouies dans le sol. Les femelles de *P. trimaculata*, comme le signale FRITZSCHE (1955), ne peuvent introduire leurs œufs que si le végétal présente des éclatements de la tige, ce qui varie avec l'espèce végétale et l'année. Beaucoup de larves prédatrices n'ont pas le temps d'effectuer leur développement complet avant la disparition des proies ; elles quittent alors le végétal et poursuivent leur alimentation aux dépens d'autres larves, plus particulièrement de celles de la Mouche du Chou, *Hylemyia brassicae* BOUCHÉ, qui se rencontrent fréquemment sur les racines (SMITH, 1927).

Il semblerait logique de supposer que l'action de ce prédateur soit plus marquée sur *C. quadridens* dont le cycle biologique est plus tardif que celui de *C. napi*. En fait, les larves de *C. quadridens* vivent isolément dans des galeries et cet Insecte phytophage ne provoque pas d'éclatement de la tige. *P. trimaculata* éprouve beaucoup de difficulté à atteindre ces proies sauf si les larves de *C. quadridens* se trouvent dans une tige qui a été précédemment envahie par *C. napi*.

La nymphose de *P. trimaculata* a lieu entre le 20 et le 30 mai, soit dans le sol, soit dans les tiges de Crucifères. La deuxième génération apparaît entre le 10 et le 20 juin, époque à laquelle les proies disponibles sont rares à l'exception des larves de *H. brassicae*. Il n'est donc pas étonnant que les zones où ce prédateur est très actif correspondent à celles où la Mouche du Chou est particulièrement abondante (cultures maraîchères).

Plusieurs Coléoptères *Caraboidea* sont fréquemment rencontrés dans les sols où sont cultivées des Crucifères. Il s'agit notamment d'*Agonum mülleri* HBST., *Amara similata* GYLL. et *A. familiaris* DUFT., *Anchomenus dorsalis* PONTPOP., *Calathus fuscipes* GOEZE, *Notiophilus substriatus* WAT.,

Nebria brevicollis F., *Harpalus affinis* SCHRANK, *Trechus quadristriatus* SCHRANK. Les larves d'*A. dorsalis et d'H. affinis* se nourrissent, au printemps, de prénymphes et de nymphes de divers Coléoptères, notamment de Curculionides. Les adultes de ces deux espèces ainsi que ceux d'*Amara* sp. présentent les mêmes mœurs alimentaires. Au laboratoire, les adultes d'*Harpalus affinis* préfèrent, aux prénymphes de Curculionides, des larves de *Thersilochus* sp., Hyménoptère parasite de ces Insectes phytophages.

2° Les parasites autres que les Hyménoptères.

Les bactérioses ont été observées sporadiquement sur des larves d'Altises et de Charançons. De telles infections se sont manifestées avec une fréquence exceptionnelle dans un lot de larves de *P. chrysocephala* qui était fortement parasité par *Diospilus morosus* REINH. Cet Hyménoptère pourrait jouer, à l'automne, le rôle de vecteur ainsi que ce phénomène a été constaté par PAYNE (1953) et STEINHAUS (1945) avec *Macrocentrus ancylivorus* vivant sur *Gnorimoschema operculella*.

Des mycoses dues à *Beauveria bassiana* et *B. globulifera* apparaissent de temps en temps sur les prénymphes, les nymphes et les adultes des divers Coléoptères (principalement *Ceuthorrhynchus* sp.). De telles affections ont été très souvent signalées sur de multiples espèces d'Insectes et ont fait l'objet d'essais de lutte biologique, sans grand succès jusqu'à présent (Altise de la Vigne en Afrique du Nord : TRABUT 1898, 1899).

Les adultes d'*Halticinae* sont fréquemment parasités par des Grégarines qui vivent dans le tube digestif des Insectes. Leur présence a été déjà observée par KAUFMANN (1923) ; MEUCHE (1940) a trouvé *Gregarina munieri* SCHNEIDER sur *Psylliodes chrysocephala* L. La multiplication de ces Protozoaires provoque rapidement la castration parasitaire de leur hôte. Toutefois leur incidence sur la reproduction des Insectes reste limitée car ils apparaissent, aussi bien chez *P. chrysocephala* que chez les diverses *Phyllotreta*, à la fin de la période de ponte. Il s'agit plutôt d'un parasite de faiblesse.

Plusieurs espèces de Nématodes vivent aux dépens de différents stades de Coléoptères.

Les uns sont localisés dans la cavité générale des adultes et ont été observés pour la première fois sur une Altise, *Phyllotreta pusilla* HORN., par CHITTENDEN et MARSH (1920). COBB décrit, en 1921, une nouvelle espèce, *Howardula benigna*, qu'il a trouvée dans l'Altise du Concombre *Diabrotica* sp. En 1928, PIATAKOVA signale la présence de Nématodes sur les Altises du Chou (*Phyllotreta* sp.). Quelques années plus tard

(1933-35), OLDHAM étudie la biologie d'une espèce nouvelle qu'il appelle *Howardula phyllotretae*. Selon cet auteur, ce parasite est très fréquent sur *P. atra, P. cruciferae, P. nigripes, P. undulata, P. vittula*, mais rare sur *P. consobrina*. Nous l'avons observé sur ces diverses Altises ; il est particulièrement abondant à l'automne sur les espèces à cycle bivoltin *P. aerea* et *P. consobrina*. En France comme en Angleterre, sa présence n'a jamais été constatée sur *P. nemorum*. C'est le seul *Phyllotreta* qui ait une biologie aérienne. L'immunité totale de cette espèce pourrait s'expliquer en supposant que la contamination a lieu dans le sol lorsque l'hôte est encore au stade larvaire.

Au moment de leur mue imaginale, les jeunes adultes de *Phyllotreta* contiennent déjà des femelles d'*Howardula* complètement développées. Les parasites ne commenceront toutefois à se reproduire que lorsque leur hôte aura achevé sa diapause (voir p. 598). Au cours de leur développement, les larves de Nématodes, au nombre de plusieurs milliers, ne semblent pas avoir d'action marquée sur les Altises. Mais au terme de leur vie endoparasitaire, elles envahissent les organes reproducteurs, y compris les testicules et les ovarioles et désorganisent complètement les gonades. Elles quittent bientôt leur hôte en empruntant les voies génitales.

D'autres espèces de Nématodes s'attaquent aux stades prénymphaux et nymphaux des Coléoptères. PIATAKOVA (1926) a noté la présence d'un *Mermis* ou d'un *Gordius* dans des larves de *Phyllotreta*. MEUCHE (1940) a trouvé des *Hexamermis* dans des larves de *P. chrysocephala*. Nous avons observé, en fait, deux groupes de parasites très différents par leur mode d'action et par leur biologie.

Dans un premier cas, le Nématode pond dans la cavité générale de la nymphe du Coléoptère où les jeunes larves, au nombre de plusieurs milliers, vont effectuer une grande partie de leur développement sans altérer la vitalité de leur hôte. L'Insecte parasité se reconnaît à une légère déformation du corps (abdomen anormalement allongé) et à une coloration générale livide ou jaune citron. La première couleur est plus fréquente chez *P. chrysocephala* ou chez *Ceuthorrhynchus* sp., tandis que la seconde domine dans le genre *Meligethes* où nous avons constaté les taux de parasitisme les plus élevés (jusqu'à 25 p. 100 de la population). Le Coléoptère meurt en fin de développement nymphal et les larves de parasites achèvent de s'alimenter aux dépens de la dépouille de l'hôte. Selon M. RITTER il s'agirait d'une espèce de *Parasitorhabditis*.

Dans d'autres cas, au contraire, le Nématode détruit les prénymphes en quelques jours. Il s'agit d'un parasite de beaucoup plus grande taille qui, selon le Professeur NIGON, appartiendrait au groupe des *Rhabditoidea Steinernematidae*. Etant donné que la détermination a été faite sur un matériel fixé, il a été très difficile de préciser le genre. La taille du parasite

laisserait supposer qu'il appartient au genre *Neoaplectana*, mais les caractères du tube digestif rappellent ceux du genre *Steinernema*.

Les observations de laboratoire ont montré que cette espèce de Nématode contamine ses hôtes peu après leur enfouissement dans le sol, et provoque très rapidement leur mort (au bout de 24 à 48 heures à 20°). Le parasite pond alors dans la cavité générale du cadavre. Les larves, au nombre de plusieurs milliers, s'alimentent aux dépens de la dépouille de l'hôte. Elles atteignent leur taille maximum en une quinzaine de jours, c'est-à-dire au moment où les nymphes de Coléoptères non contaminées se transforment en adultes. Ces imagos sont parasités à leur tour par les jeunes Nématodes et sont tués avant qu'ils n'aient pu sortir du sol. Une nouvelle génération de parasites se développe alors aux dépens de leurs cadavres.

Ces *Steinernematidae* semblent très polyphages ; nous les avons élevés sur diverses espèces de Coléoptères inféodés aux Crucifères (*Meligethes* sp., *Ceuthorrhynchus* sp., *Phyllotreta* sp., *Psylliodes* sp.). Une telle polyphagie a déjà été observée avec d'autres *Neoaplectana* ; *N. glaseri* STEINER a même pu être multiplié sur milieu artificiel en vue de la lutte contre *Popillia japonica* NEWM. (STEINHAUS, 1949).

Si l'on en juge par la rapidité de développement au laboratoire, cinq générations se succèdent du mois de mars au mois d'août dans les conditions naturelles où elles se développeront sur des hôtes variés : d'abord *C. picitarsis* et *P. chrysocephala* en avril, *Meligethes* sp. en mai, *C. napi* et *C. quadridens* en juin puis C. *assimilis* jusqu'en août. L'hibernation a lieu principalement dans les prénymphes de *C. pleurostigma*.

Durant l'hiver 1955-56, ce Nématode a détruit 22 à 76 p. 100 des prénymphes de *C. pleurostigma* que nous avons prélevées, à l'extérieur, sur Chou d'hiver. Au cours du printemps suivant, le taux de parasitisme sur certains lots de *C. napi* atteignait 89 p. 100 ; il oscillait entre 24 et 36 p. 100 sur *P. chrysocephala*, *C. picitarsis*, *C. assimilis*. La présence de ce parasite a été constatée sur des échantillons provenant de régions très diverses (Champagne, Eure et Loir). Par contre, en 1957, il fut impossible d'obtenir ce Nématode à partir des multiples récoltes de Coléoptères que nous avons effectuées.

Ces *Steinernematidae* ont un potentiel de multiplication considérable en raison de leur fécondité élevée (plusieurs milliers de descendants issus de chaque femelle) et de leur rapidité de développement (une génération toutes les trois semaines à 20°) mais ils vivent aux dépens de prénymphes et de nymphes c'est-à-dire de stades immobiles ; leur faculté de dissémination est donc très limitée. La raréfaction des hôtes, du mois d'août au printemps suivant, leur offre peu de possibilité de survivance durant cette partie de l'année. La pullulation soudaine observée au printemps 1956 peut s'expliquer par l'existence de deux facteurs très favorables à la multiplication des Nématodes si l'on s'en réfère aux conclusions

des essais de lutte biologique effectués par GLASER, MAC COY et GIRTH (1940) avec *Neoaplectana glaseri*. Les espèces phytophages furent très abondantes cette année-là ce qui a augmenté les chances de contamination ; d'autre part, le sol constamment humide au printemps fut très favorable à la survivance des parasites.

La présence d'Acariens a été signalée à plusieurs reprises sur les Coléoptères adultes : *Theridium impressum* KOCH. sur *Meligethes* sp. (WOLFF et KRAUSE, 1926), *Thrombidium holosericum* L. sur *C. assimilis* (WEISS, 1940) et *P. chrysocephala* L. (MEUCHE, 1940). Leur présence est très sporadique et il ne s'agit peut-être que d'un phénomène de phorésie.

3° Les Hyménoptères parasites.

Les observations les plus méthodiques ont été effectuées sur un ensemble de parcelles contiguës au laboratoire de Versailles. On y cultive depuis plus d'une dizaine d'années, sur des surfaces sensiblement constantes, diverses espèces et variétés de Crucifères : Choux d'hiver et de printemps, Navette et Colza d'hiver et de printemps. Il existe ainsi, tout au long de l'année, des plantes à différents stades végétatifs sur lesquelles aucun traitement chimique n'est effectué.

A partir de 1952, nous avons étendu nos investigations à d'autres peuplements végétaux : cultures de Colza d'hiver des environs de Versailles et plus accidentellement d'autres régions du Bassin parisien (Champagne, Beauce), cultures maraîchères de Choux (Achères, Seine et Oise). Nous avons effectué parallèlement des observations sur les Crucifères adventices communes, plus particulièrement les Sanves (*Sinapis arvensis* L.).

Méthodes d'étude.

Nous avons voulu non seulement rassembler le maximum de renseignements sur les caractères systématiques, biologiques et biocénotiques des Hyménoptères mais encore obtenir des données suffisamment précises pour permettre d'estimer l'efficacité parasitaire, l'abondance et la répartition des Insectes entomophages en fonction du temps et de l'espace.

Pour étudier le parasitisme imaginal nous avons effectué des captures hebdomadaires au filet fauchoir. Cette méthode simple a l'avantage de pouvoir être utilisée dans n'importe quelle condition. Lorsqu'elle est employée par une même personne, dans des conditions climatiques sensiblement constantes, elle permet de déterminer d'une façon assez exacte des variations numériques d'une espèce donnée en fonction du temps et du peuplement végétal. Par contre, il serait illusoire de vouloir en tirer des conclusions précises sur l'abondance relative des diverses espèces.

Les captures hebdomadaires étaient triées au laboratoire par espèces et par sexe. Les résultats nous ont permis d'établir des courbes de pullulation des Coléoptères adultes (fig. 3) et de diverses espèces d'Hyménoptères (fig. 5) en fonction du temps et du peuplement végétal. Une partie des Insectes phytophages capturés était aussitôt disséquée. Les observations portaient sur la nature des différents parasites, leur état de développement, leur action sur l'hôte. Compte tenu du nombre de Coléoptères récoltés et du taux de parasitisme à la même date, il était possible, par comparaison avec les mêmes données pour une autre date d'échantillonnage, d'établir l'importance relative des populations de parasites à ces deux époques de l'année (fig. 37).

Une autre fraction des Coléoptères était élevée sur les végétaux à l'intérieur de manchons en mousseline dans les conditions naturelles. Cette méthode permettait de suivre le développement des Insectes entomophages et de contrôler la date de sortie des adultes. Par comparaison avec les captures effectuées sur les peuplements de Crucifères, il était alors possible de préciser le voltinisme de ces Insectes.

Le parasitisme interne des larves de Coléoptères a été étudié à l'aide des méthodes assez différentes. Sur un nombre constant de plantes prises au hasard, nous avons prélevé tous les organes végétaux susceptibles de renfermer les larves de l'espèce phytophage étudiée. Cette récolte était placée pendant quarante-huit heures au-dessus de pots de terre franche enfouis dans un sol voisin de la culture. Les larves de Coléoptères, en fin de développement à l'époque du prélèvement, s'enterraient dans ces pots qui étaient alors recouverts d'une mousseline. On contrôlait ensuite, chaque jour, l'apparition des adultes de Coléoptères et d'Hyménoptères. Cette méthode permettait de connaître, chaque semaine, l'importance relative des enfouissements de larves phytophages et leur taux de parasitisme. En additionnant les résultats hebdomadaires, il était alors possible d'établir, pour l'année, un taux de parasitisme moyen que l'on pouvait comparer à ceux obtenus les autres années dans le même peuplement végétal (tableau I) ou dans des peuplements différents, sous réserve qu'une méthode identique d'échantillonnage ait été utilisée. Nous avons pu suivre ainsi, les fluctuations saisonnières concernant l'abondance et l'activité des Hyménoptères (fig. 31) ainsi que leur cycle biologique. Ces observations étaient complétées par des dissections périodiques de larves qui permettaient de contrôler le taux de parasitisme des Insectes phytophages et de mettre en évidence l'importance des phénomènes de super- et de multi-parasitisme.

Alors que les endoparasites de larves de Coléoptères tuent leurs hôtes seulement lorsque ceux-ci ont atteint le stade nymphal, les ectoparasites détruisent leurs proies avant qu'elles ne sortent de la Plante et se nym-

TABLEAU I. — *Variations du taux de parasitisme annuel relevé chez divers Coléoptères nuisibles aux Crucifères oléagineuses (Versailles).*

Meligethes æneus F.	1952	1953	1954	1955	1956
Parasites larvaires :					
Isurgus heterocerus THOMS. } *Isurgus morionellus* HOLM. }	1,85	5,5	2,64	4,77	12,4
Aneuclis incidens THOMS.	0,35	0,22	1,1	1,86	1,08
Calyptus sigalphoides MARSH.....	6,7	14,6	20,5	8,1	3,07
Diospilus capito NEES	45,2	5,5	31,0	31,4	4,5
Blacus hastatus HAL.	5,0	3,86	2,25	2,5	0,5
Zeteticontus planiscutellum MERCET					
Cryptoserphus parvulus NEES			1,0	4,37	0,07
	59,1	30,48	58,49	53,00	21,62
Ceuthorrhynchus assimilis PAYK.					
Parasites embryonnaires :					
Anaphoidea declinata SOYKA				3,0	4,0
Endoparasites larvaires :					
Thersilochus sp.					0,1
Aneuclis sp.					0,1
Sigalphus obscurellus NEES.....	3,1	1,5	0,4	1,5	4,7
Diospilus morosus REINH.	0,7			0,25	0,1
Diospilus oleraceus HAL.	1,9	0,4	1,6	0,5	0,4
Ectoparasites larvaires :					
Bracon discoïdeus WESM.	0,7	0,1	0,4		
Trichomalus perfectus WALK.	3,5	6,0	16,4	6,7	{ 50 à 65
Xenocrepis pura MAYR.	7,5	7,0	10,6	2,4	
Parasite imaginal :					
Microctonus melanopus RUTHE					
Ceuthorrhynchus napi GYLL.					
Parasites larvaires :					
Thersilochus fulvipes GRAV.	33,0		25-32	33-65	73-95
Phaonia trimaculata BOUCHÉ	22,0		11,0	17,0	

Ceuthorrhynchus picitarsis GYLL.	1953	1954	1955	1956
endoparasites larvaires				
Sigalphus obscurellus NEES				1,7
Thersilochus stenocari GREGOR				70,0
endoparasite imaginal				
Microctonus melanopus RUTHE				
Ceuthorrhynchus pleurostigma MARSH.				
endoparasites larvaires				
Aneuclis melanarius HOLM.	21,0			
Sigalphus obscurellus NEES	30,0			19,4
Diospilus oleraceus HAL.	3,0			34,7
parasite imaginal				
Microctonus melanopus RUTHE				
Ceuthorrhynchus quadridens PANZ.				
endoparasite larvaire				
Thersilochus tripartitus BRISCHKE	35,0			54,0
prédateur larvaire				
Phaonia trimaculata BOUCHÉ	10,0			1,5
parasite imaginal				
Microctonus melanopus RUTHE				
Phyllotreta nemorum L.				
endoparasite larvaire				
Diospilus morosus REINH.		26,5	27,0	17,0
ectoparasite larvaire				
Eulophus sp.				
parasite imaginal				
Microctonus sp.				
Psylliodes chrysocephala L.				
endoparasites larvaires				
Thersilochus melanogaster THOMS.		30,0	61,0	53,7
Aneuclis melanarius HOLM.	1,5	0,5	0,2	
Diospilus morosus REINH.				
Diospilus oleraceus HAL.				
parasite imaginal				
Microctonus sp.				

phosent généralement à l'intérieur des tissus végétaux. Ces particularités biologiques ne nous permettent pas d'utiliser les méthodes d'étude précédemment décrites. Dans le cas des parasites externes de *C. assimilis*, nous avons procédé de la façon suivante : au moment où les dernières larves de cet Insecte phytophage avaient terminé leur développement, nous prélevions des siliques sur différentes plantes prises au hasard dans la culture. Ces organes végétaux étaient disséqués afin de trouver les Hyménoptères à différents stades de développement (larves, prénymphes, nymphes). Il était facile d'évaluer la population hôte en additionnant le nombre de cadavres de phytophages trouvés à l'intérieur des végétaux et le nombre de trous de sorties percés par les larves saines à travers les parois de la silique. Ces résultats nous ont permis d'évaluer le taux de parasitisme. Pour préciser l'importance relative des diverses espèces d'Hyménoptères et la date de leur mue imaginale, une partie des siliques était conservée à l'extérieur dans des cages grillagées et les Insectes entomophages déterminés au fur et à mesure de leur éclosion.

Il a été beaucoup plus difficile d'étudier le parasitisme embryonnaire et nymphal. Nous avons effectué, à plusieurs reprises, des prélèvements d'organes végétaux ou de sol. Dans ce dernier cas, les Insectes phytophages étaient récoltés en délayant la terre dans un courant d'eau et élevés au laboratoire, sur du papier filtre légèrement humide, dans des boîtes de Pétri.

Caractères systématiques et biologiques des Hyménoptères parasites.

Nous avons pu constater que la faune des Hyménoptères entomophages est constituée de très nombreuses espèces. Beaucoup d'entre elles sont nouvelles, soit pour la faune paléarctique, soit pour la France. Pour d'autres, les hôtes étaient jusqu'alors inconnus.

Les parasites embryonnaires sont assez rares. Les pontes tardives de *C. assimilis* peuvent être en grande partie détruites par un *Mymaridae*, *Anaphoidea declinata* Soyka. Ce Chalcidien a été observé, sur le même hôte, par son déterminateur en 1952. Il n'est pas impossible qu'il s'agisse de la même espèce que celle signalée par Risbec en 1953, sur *C. assimilis*, sous le nom de *Potasson* (sous-genre d'*Anaphoidea*) *brachygaster* de Bauche. Cet Hyménoptère apparaît généralement dans le courant du mois de juin, c'est-à-dire à la fin de la période de ponte du Charançon, si bien qu'il ne détruit qu'une proportion négligeable des œufs déposés par l'Insecte phytophage.

Les parasites de larves de Coléoptères sont, par contre, extrêmement nombreux. Ils ont tous des mœurs monoparasitaires : il ne peut se développer qu'un seul individu aux dépens de chaque hôte. Nous nous contenterons de donner ici leurs caractères généraux.

1° Parasites internes larvaires.

a) Cycle univoltin.

Ichneumonidae Ophioninae, sous-tribu des *Thersilochina*.

Isurgus hecterocerus THOMS.	*Meligethes* sp.
Isurgus morionellus HOLMGR.	*Meligethes* sp.
Thersilochus melanogaster THOMS.	*Psylliodes chrysocephala* L.
Thersilochus fulvipes GRAV.	*Ceuthorrhynchus napi* GYLL.
Thersilochus tripartitus BRISCHKE	*C. quadridens* PANZ.
Thersilochus stenocari GREGOR	*C. picitarsis* GYLL.
Thersilochus sp.	*C. assimilis* PAYK.

b) Cycle polyvoltin.

Ichneumonidae Ophioninae sous-tribu des *Thersilochina*.

Aneuclis melanarius HOLMGR.	*C. pleurostigma* MARSH. *Ps. chrysocephala* L. *C. assimilis* PAYK.
Aneuclis incidens THOMS.	*Meligethes* sp.
Aneuclis sp.	*Phyllotreta nemorum* L.
Braconidae.	
Blacinae.	
Blacus hastatus HAL.	*Meligethes* sp.
Calyptinae.	
Calyptus sigalphoides MARSH.	*Meligethes* sp.
Diospilinae.	
Diospilus capito NEES.	*Meligethes* sp.
Diospilus morosus REINH.	*Ceuthorrhynchus assimilis* PAYK. *Phyllotreta nemorum* L. *Psylliodes chrysocephala* L.
Diospilus oleraceus HAL.	*Ceuthorrhynchus assimilis* PAYK. *Ceuthorrhynchus pleurostigma* MARSH. *Ceuthorrhynchus picitarsis* GYLL. *Ceuthorrhynchus napi* GYLL. *Psylliodes chrysocephala* L.
Sigalphinae.	
Sigalphus obscurellus NEES	*Ceuthorrhynchus assimilis* PAYK. *Ceuthorrhynchus contractus* MARSH. *Ceuthorrhynchus picitarsis* GYLL. *Ceuthorrhynchus pleurostigma* MARSH.
Encyrtidae.	
Zeteticontus planiscutellum MERCET	*Meligethes* sp.
Serphidae.	
Cryptoserphus parvulus NEES.	*Meligethes* sp.

2° Parasites externes larvaires.

Braconidae.	
Braconinae.	
Bracon discoïdeus WESM.	*Ceuthorrhynchus assimilis* PAYK.
Bracon glaphyrus MARSH.	*Baris laticollis* MARSH.
Pteromalidae.	
Trichomalus perfectus WALK.	*Ceuthorrhynchus assimilis* PAYK.
Xenocrepis pura MAYR.	*Ceuthorrhynchus assimilis* PAYK.
Eurytomidae.	
Eurytoma curculionum MAYR.	*Ceuthorrhynchus assimilis* PAYK.
Eulophidae.	
Eulophus sp.	*Phyllotreta nemorum* L.

3° Parasites imaginaux.

Braconidae.
Euphorinae.

Microctonus melanopus RUTHE { *Ceuthorrhynchus assimilis* PAYK. / *Ceuthorrhynchus quadridens* PANZ. / *Ceuthorrhynchus pleurostigma* MARSH. / *Ceuthorrhynchus sulcicollis* PAYK. / *Psylliodes chrysocephala* L.

De plus, toutes les espèces de *Phyllotreta* sont parasitées par d'autres espèces de *Microctonus* dont la spécificité n'a pu être précisée.

La quasi-totalité des Insectes parasites des Coléoptères inféodés aux Crucifères appartient à l'ordre des Hyménoptères, superfamilles des *Ichneumonoidea* et *Chalcidoidea*.

Caractères biocénotiques des Hyménoptères parasites.

En dehors des espèces entomophages mentionnées antérieurement, nous avons capturé également divers Hyménoptères parasites d'autres Insectes inféodés aux Crucifères : *Aphidiidae, Cynipidae Charipinae* et *Chalcidoidea* parasites de Pucerons, *Cynipidae Eucoilinae, Braconidae Dacnusiinae* et *Opiinae* parasites de Diptères phytophages, *Braconidae Microgasterinae*, notamment *Apanteles glomeratus*, parasite de chenilles de *Pieris, Pseudotorymnus brassicae* RUSCHKA parasite de la Cécidomyie *Dasyneura brassicae* WINN. Par contre, nous n'avons pratiquement pas rencontré d'espèces s'attaquant à des hôtes vivant sur d'autres familles végétales malgré l'attractivité que peuvent présenter ces plantes mellifères.

Il a été signalé à plusieurs reprises que le choix des hôtes par certains parasites n'est pas lié aux caractères systématiques de l'Insecte phytophage mais à sa localisation et à son mode de vie (HOWARD, 1924). Ainsi certains *Eurytomidae, Torymnidae* sont uniquement des parasites d'Insectes vivant dans des galles (Tenthrèdes, Coléoptères, Lépidoptères, Diptères). *Epiurus pterophori* ASHM. parasite indifféremment les larves de Lépidoptères et de Coléoptères lorsque celles-ci vivent dans des tiges de mauvaises herbes ; cet Insecte a même été extrait d'une pupe de Tenthrède, *Ametastegia glabrata* FALLEN, qui se trouvait sur ces plantes (CUSHMAN, 1926). Une espèce de *Sympiesis*, parasite fréquent de Lépidoptères effectuant des galeries dans les feuilles, a été trouvée dans des larves mineuses de trois autres ordres d'Insectes. Selon GAHAN (1933), plusieurs ennemis naturels de la Mouche de Hesse s'attaquent aussi aux larves d'autres Insectes phytophages vivant dans les Graminées et, inversement, des parasites d'autres espèces inféodées au Blé sont extraits de temps en temps de la Mouche de Hesse.

Sur les Crucifères, il est fréquent de rencontrer diverses espèces de

Diptères *Muscidae, Agromyzidae, Cecidomyidae* dont les larves vivent à l'intérieur des mêmes organes que les Coléoptères (limbe foliaire, pétiole, silique). Ces deux ordres d'Insectes sont attaqués par des Chalcidiens ectoparasites appartenant précisément aux familles des *Pteromalidae, Eulophidae, Eurytomidae* et *Torymnidae*. Nous n'avons pas constaté que certains de ces Hyménoptères puissent parasiter indifféremment des Diptères et des Coléoptères.

Les caractères biocénotiques des *Chalcidoidea* sont très différents de ceux des *Ichneumonoidea*. Les *Chalcidoidea* forment un ensemble extrêmement hétérogène d'espèces ectoparasitaires appartenant à des genres et des familles très différents. Ils ne sont associés qu'à un nombre très limité de Coléoptères. Par contre, les *Ichneumonoidea*, quoique beaucoup plus abondamment représentés, appartiennent à un nombre très limité de sous-familles et de tribus qui groupent des espèces endoparasitaires constamment associées à des Coléoptères (Thompson, 1943-48). Les espèces entomophages que nous avons observées sur les Insectes des Crucifères n'ont été qu'exceptionnellement signalées sur des hôtes inféodés à d'autres plantes. Dans ce cas, il s'agit d'ailleurs de ravageurs des forêts et des vergers et les échanges de population, entre des biotopes aussi différents, doivent être assez limités.

La plupart des *Ichneumonoidea* appartiennent en fait à deux genres de *Braconidae, Diospilus* sp. (*Diospilinae*) et *Microctonus* sp. (*Euphorinae*), et à une sous-tribu d'*Ichneumonidae Ophioninae*, les *Thersilochina* ; cette sous-tribu résulte d'ailleurs de la division assez arbitraire de l'ancien genre *Thersilochus* Holmgr. On retrouve ces trois groupes d'Hyménoptères régulièrement associés aux divers Coléoptères du Colza. Sur quelques espèces phytophages, les parasites de larves sont inexistants. Cette absence ne semble nullement liée aux caractères systématiques de l'hôte mais tient plutôt à ses particularités biologiques. Les larves de *Phyllotreta*, à l'exception de *P. nemorum* L., ont en effet un comportement souterrain.

Un même Insecte entomophage peut d'ailleurs parasiter des hôtes appartenant à des espèces ou des familles différentes : *Curculionidae, Halticinae* ou *Nitidulinae*. Ce cas se produit fréquemment pour les genres *Diospilus et Microctonus* ; il est plus rare avec les *Thersilochina*. En raison de ces relations d'interdépendance, ces trois groupes d'Hyménoptères forment une biocénose très étroite, strictement limitée aux Coléoptères inféodés aux Crucifères (fig. 4).

Activité imaginale et efficacité parasitaire.

Il est possible de capturer des Hyménoptères entomophages, à l'état adulte, de la fin du mois de février au mois de novembre. La période où

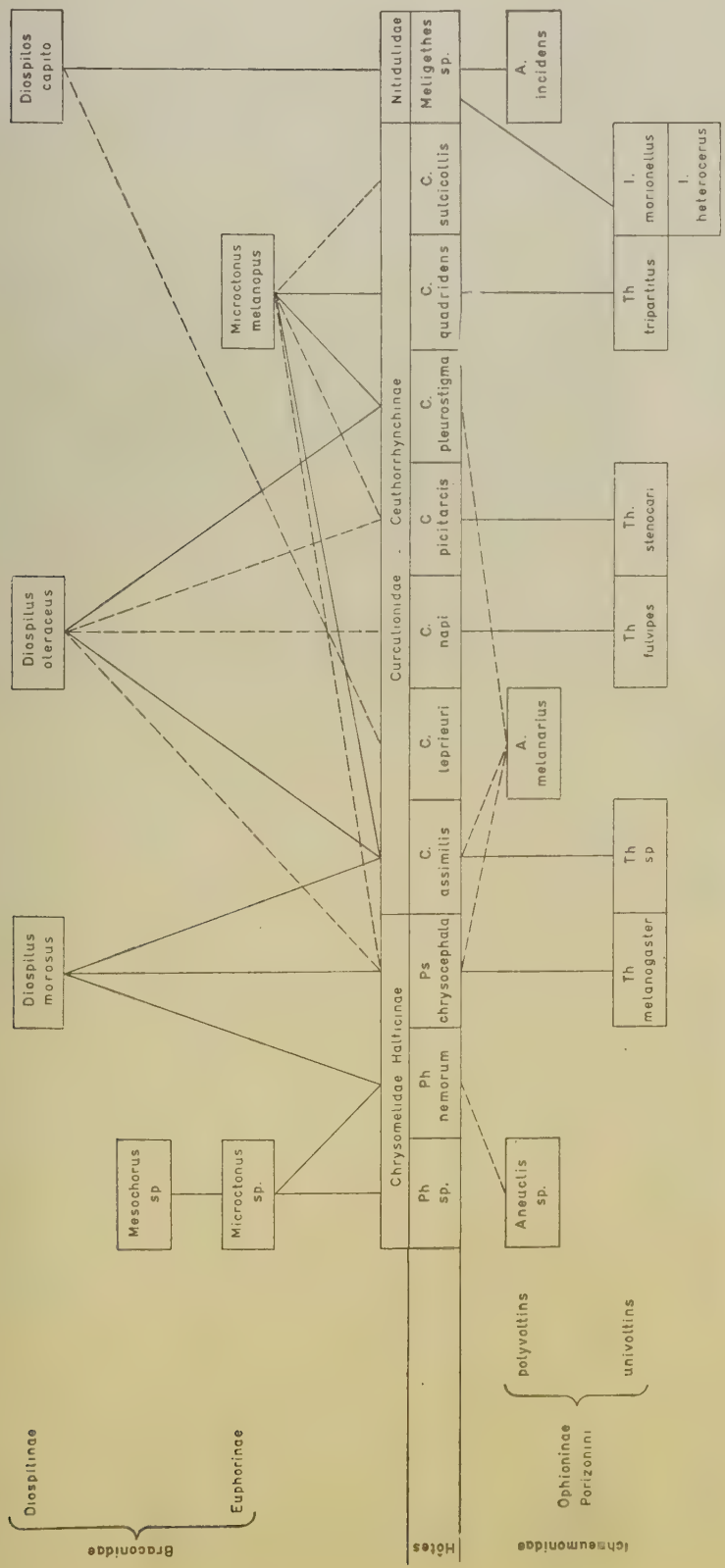

FIG. 4. — La biocénose parasitaire des Coléoptères inféodés aux Crucifères : diagramme relatif aux Hyménoptères *Ichneumonoidea* (en trait interrompu : association assez rarement observée).

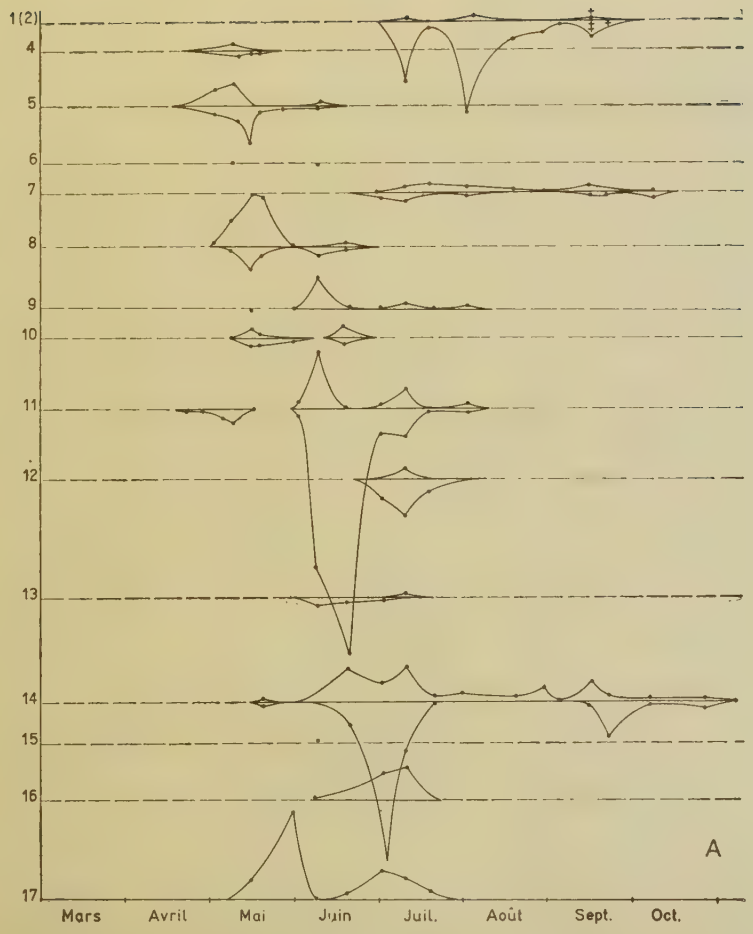
1(2)
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
A
Mars
Avril
Mai
Juin
Juil.
Août
Sept.
Oct.

FIG. 5 A.

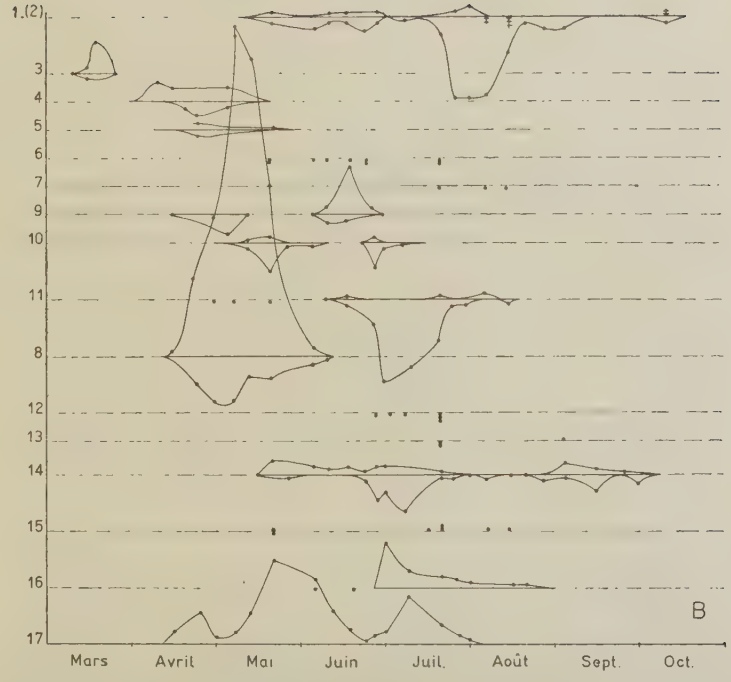
1.(2)
3
4
5
6
7
9
10
11
8
12
13
14
15
16
17
B
Mars
Avril
Mai
Juin
Juil.
Août
Sept.
Oct.

FIG. 5 B.

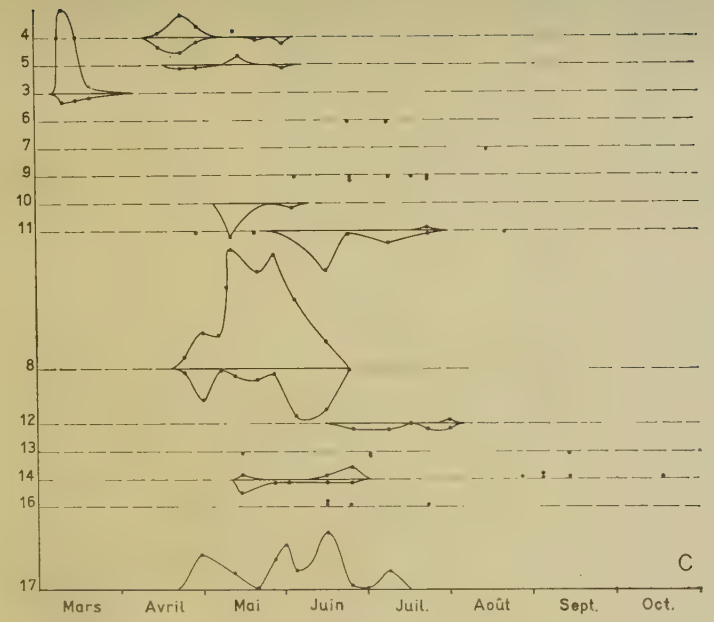

FIG. 5. C.

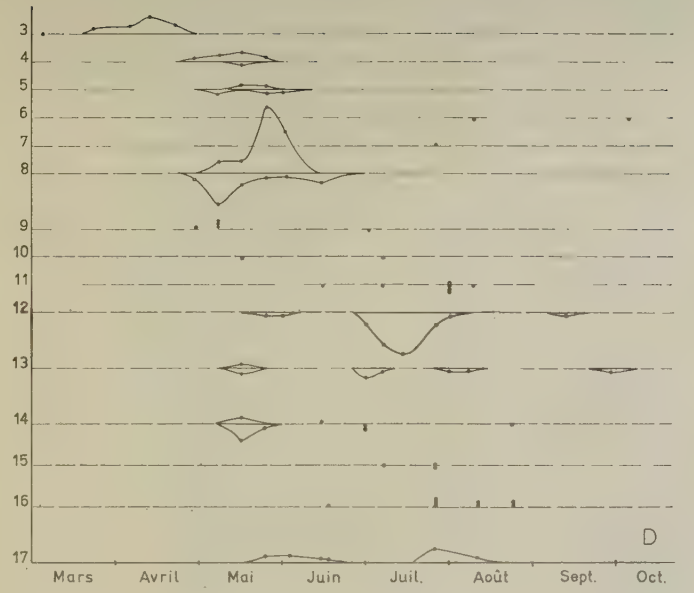

FIG. 5 D.

FIG. 5 A, B, C, D. — Importance relative des captures d'Hyménoptères adultes effectuées au filet fauchoir (Crucifères oléagineuses, Versailles). A : 1952 ; B : 1953 ; C : 1954 ; D : 1955. 1 : *Microctonus* sp. ; 2 (+) : *Mesochorus* sp. ; 3 : *Th. melanogaster* ; 4 : *Th. fulvipes* ; 5: *Th. tripartitus* ; 6 : *A. indicens* ; 7 : *A. melanarius* ; 8 : *Isurgus* sp., 9 : *C. sigalphoides* ; 10 : *B. hastatus* ; 11 : *D. capito* ; 12 : *D. morosus* ; 13 : *D. oleraceus* ; 14 : *S. obscurellus* ; 15 : *C. parvulus* ; 16 : *X. pura* ; 17 : *T. perfectus*. Dans le cas des *Ichneumonoidea* : au-dessus de la ligne de référence, nombre de mâles au-dessous, nombre de femelles.

ils sont le plus abondants se situe toutefois aux mois de mai et de juin. Dans un même peuplement, l'importance numérique relative des espèces varie avec la saison (fig. 5). Certains Hyménoptères ne semblent avoir qu'une période d'activité imaginale très réduite (20 à 30 j.) alors que d'autres se rencontrent pendant cinq à six mois chaque année. La majorité des captures est constituée par des *Ichneumonoidea* appartenant aux trois sous-familles des *Ophioninae, Diospilinae* et *Euphorinae*. Ces Hyménoptères sont d'ailleurs, parmi tous les ennemis naturels, ceux qui, chaque année, jouent le rôle le plus important dans la limitation des pullulations de Coléoptères si l'on en juge par les observations effectuées à Versailles, de 1952 à 1956 (tableau I). Toutefois, chaque espèce entomophage peut avoir une efficacité très variable d'une année à l'autre. *D. capito*, par exemple, a détruit plus de 45 p. 100 des larves de Méligèthes en 1952 et seulement 5,5 p. 100 en 1953 et 4,5 p. 100 en 1956. Inversement, *Th. fulvipes* a détruit 33 p. 100 des larves de *C. napi* en 1952 et 73 à 95 p. 100 en 1956. *D. morosus* attaque diverses espèces de Coléoptères ; en 1955, il parasitait 27 p. 100 de *P. nemorum*, 0,25 p. 100 de C. *assimilis* et un pourcentage infime de *P. chrysocephala*.

Etant donné l'influence prépondérante que semblent avoir, en tant qu'ennemis naturels, les Hyménoptères appartenant aux sous-familles des *Ophioninae, Diospilinae, Euphorinae*, il nous a paru intéressant de développer nos connaissances sur cette biocénose parasitaire. Nous avons d'abord cherché à préciser les caractères biologiques des diverses espèces puis nous avons essayé d'étudier l'influence que pouvaient avoir divers facteurs écologiques sur les variations de répartition, d'abondance et d'efficacité parasitaire que nous venions de constater chez ces Insectes.

D. — CONCLUSIONS

Les Coléoptères inféodés aux Crucifères appartiennent à trois familles différentes : *Nitidulidae, Chrysomelidae* et *Curculionidae*. Ils s'alimentent, à tous les stades, presque exclusivement aux dépens de plantes appartenant à cette famille végétale. De faibles variations dans les caractères morphologiques, physiologiques et biologiques des diverses espèces ou variétés de Crucifères provoquent des différences importantes dans la répartition et l'abondance des Coléoptères.

Des observations, poursuivies de 1952 à 1956, sur diverses cultures de Crucifères oléagineuses ou potagères ainsi que sur des plantes adventices, nous ont montré que ces Insectes phytophages étaient détruits par des ennemis naturels extrêmement variés. L'action des prédateurs (*Carabidae, Telephoridae*) est sporadique et généralement limitée aux stades biologiques souterrains (œufs, prénymphes et nymphes) de quelques

Coléoptères. Un Diptère *Anthomyidae* peut aussi s'attaquer aux larves mineuses de plusieurs espèces de *Ceuthorrhynchus* sp. Des complexes parasitaires, présentant entre eux de nombreuses relations d'interdépendance, se trouvent assez régulièrement associés aux diverses espèces phytophages.

Mycoses, Grégarines et Nématodes ont une efficacité parasitaire négligeable ou très irrégulière. Ce sont souvent des parasites de faiblesse ou des parasites accidentels. L'action la plus importante et la plus constante doit être attribuée aux Hyménoptères et plus particulièrement aux représentants de la superfamille des *Ichneumonoidea*.

On retrouve, associés d'une manière presque constante à chaque espèce de Coléoptère, des *Ophioninae* (*Thersilochina*), des *Diospilinae* (genre *Diospilus*) et des *Euphorinae* (genre *Microctonus*). Ces Insectes entomophages ne s'attaquent généralement qu'aux Coléoptères des Crucifères mais sont plus ou moins polyphages. Ils forment une véritable biocénose fermée, étroitement limitée à ce peuplement végétal.

Parmi tous les ennemis naturels, ce sont ces Hyménoptères qui jouent un rôle prépondérant dans la limitation des pullulations des Insectes phytophages. Toutefois, l'activité parasitaire de chacune des espèces entomophages peut subir de grosses variations en fonction de l'année et de l'espèce hôte.

II. — CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES ET BIOLOGIQUES DES DIVERSES SOUS-FAMILLES D'HYMÉNOPTÈRES

Les caractères biologiques de la sous-famille des *Euphorinae* ont fait l'objet de nombreux travaux. Par contre, ceux des *Ophioninae* (*Thersilochina*) et ceux des *Diospilinae* sont très mal connus. Il existe seulement deux publications très succinctes ; l'une de Cushman (1916) porte sur *Thersilochus conotracheli* Riley, parasite d'un Curculionide américain, *Conotrachelus nenuphar* Hbst. et l'autre de Borner (1942) porte sur les possibilités d'alternance d'hôtes de *Diospilus capito* Nees.

Une partie de nos recherches est orientée vers l'étude du multi- et du superparasitisme ; c'est pourquoi nous avons été amené à préciser, non seulement la biologie des diverses espèces appartenant à ces trois sous-familles, mais aussi les caractères morphologiques des stades immatures.

A. — LES OPHIONINAE

Les *Ophioninae* de la sous-tribu des *Thersilochina* sont, avec les *Diospilinae*, les parasites larvaires les plus communs des Coléoptères des Crucifères. Les Insectes phytophages, inféodés à cette famille végétale, constituent la majorité des hôtes connus de cette sous-tribu. Les

espèces entomophages se répartissent en trois genres, *Aneuclis* sp., *Isurgus* sp., *Thersilochus* sp., dont les caractères morphologiques et biologiques sont très voisins. Il nous a donc paru plus intéressant de faire une étude approfondie sur l'une des espèces et, ensuite, de signaler les particularités des autres représentants de la sous-tribu.

1° Caractères morphologiques et biologiques de Thersilochus melanogaster THOMS.

Les observations antérieures, effectuées par divers auteurs allemands (MEUCHE, 1940; GODAN, 1941), laissent supposer que les Hyménoptères entomophages jouent un rôle négligeable dans la réduction des pullulations de *Psylliodes chrysocephala* L. Seuls, quelques parasites larvaires ont été observés accidentellement à l'automne (*Temelucha carinifera* THOMS., *Diospilus capito* NEES et *D. morosus* REINH.). Au printemps de 1953, nous avons constaté, pour la première fois, un parasitisme très important dû à un *Ichneumonidae* appartenant au genre *Thersilochus*. Nous avons tout d'abord pensé qu'il s'agissait de *Th. longicornis* THOMSON. En fait, après comparaison avec les types de la collection THOMSON, cette détermination s'avère inexacte ; il s'agit en effet de *Thersilochus melanogaster* THOMS. (AUBERT et JOURDHEUIL, 1959).

Activité imaginale.

Les adultes apparaissent très précocement puisque les premières captures ont eu lieu le 13 mars 1953, le 10 mars 1954, le 21 mars 1955, le 19 mars 1956 et le 10 février 1957. La température maximum au sol (-5 cm) n'est encore que de 9 à 10°C et la température moyenne maximum de la décade (2 m sous abri) oscille entre 13 et 17°C. Nous voyons que le début des sorties peut être sensiblement décalé d'une année à l'autre, ce qui n'est pas étonnant étant donné l'extrême variabilité des conditions thermiques à cette saison.

Les apparitions s'échelonnent sur 15 à 20 jours, les mâles sortant toujours les premiers. Le sex ratio est d'environ un. Cette répartition est assez constante chez les *Thersilochina*, à l'exception d'une espèce issue de *Ceuthorrhynchus picitarsis* GYLL. qui, en 1956, donna une descendance où il y avait 90 p. 100 de femelles. Etant donné l'importance écologique de ce phénomène, nous aurions voulu voir au cours des années suivantes si cette proportion se maintenait ou subissait des fluctuations; malheureusement, ce fut impossible par suite d'une régression brutale de la population hôte.

Le comportement des deux sexes est très différent. Dès leur sortie, ces Insectes se dispersent sur les cultures de Crucifères avoisinantes.

Les femelles effectuent des vols limités de plante à plante et recherchent activement les hôtes dans les tiges et les pétioles. Les mâles, par contre, volent en essaim au-dessus des parcelles et ils sont capturés en plus grand nombre que les femelles (fig. 5).

La croissance ovocytaire est déjà très avancée au moment de l'éclosion. On trouve, à la base des ovarioles, une réserve d'environ 150 à 200 ovocytes qui ont atteint leur taille définitive. Il n'y a, chez cette espèce, ni accumulation des œufs en grappe à l'extrémité de l'oviscapte, ni incubation utérine, comme le fait a été observé chez les *Tryphoninae* et les *Diptères Tachinidae*. Lorsque la ponte ne peut avoir lieu, les œufs

FIG. 6. — Femelle de *Thersilochus melanogaster* THOMS.

continuent à mûrir et à s'accumuler, d'abord dans les oviductes, puis dans les ovarioles.

Il n'existe, à cette saison, aucune Crucifère en fleurs et nous n'avons pas constaté d'alimentation sur l'hôte. La maturation des œufs s'effectue aux dépens des réserves adipeuses qui se sont formées au cours de la vie larvaire.

La période d'activité maximum des adultes se situe durant le mois de mars et les derniers individus disparaissent au cours de la première quinzaine d'avril. Au laboratoire, les mâles vivent environ 48 heures et les femelles 4 à 6 jours lorsque ces Insectes sont élevés à 18° et nourris d'eau miellée. L'abaissement de la température permet de prolonger sensiblement la longévité des femelles (un mois, aux environs de 5°).

Comportement de ponte.

CUSHMAN pense que la blessure de *Conotrachelus* sur le fruit constitue apparemment le stimulus déclenchant la ponte de *Thersilochus conotra-*

cheli RILEY car la femelle essaie souvent d'insérer son oviscapte dans les blessures de l'épiderme du fruit, qu'il y ait ou non des larves hôtes à l'intérieur.

En ce qui concerne *Psylliodes chrysocephala* et son parasite *Th. melanogaster*, nous n'avons pas constaté de comportement identique. La larve mineuse de l'hôte effectue des déplacements considérables à l'intérieur des tissus végétaux. Après avoir percé la base du pétiole, elle fore une très longue galerie axiale à l'intérieur de cet organe. Cette galerie est d'abord centrifuge, remontant dans le pétiole parfois jusqu'au niveau du limbe puis, ensuite, centripète ; la larve se rapproche alors de la tige qu'elle envahit très fréquemment au dernier âge. Elle peut ainsi se trouver à une dizaine de centimètres, ou plus, de l'orifice primaire de pénétration.

La présence de larves à l'extérieur des tissus végétaux ne déclenche aucun réflexe de recherche chez l'Hyménoptère. Ce réflexe a précisément pour origine la présence de la Plante, qu'elle soit ou non attaquée par l'hôte. La femelle se déplace alors activement le long de la tige et des pétioles qu'elle prospecte constamment avec ses antennes. Le réflexe de posture est induit par la présence d'une galerie larvaire. A ce moment, l'Insecte sort son oviscape qu'il insère périodiquement dans les tissus végétaux tout en se déplaçant le long de la galerie. Le réflexe de ponte a lieu lorsque l'oviscapte rencontre une larve hôte. La femelle s'immobilise alors, émet un œuf qui glisse le long de la tarière et est introduit dans l'hôte à travers les tissus végétaux. Ce dépôt s'effectue en une dizaine de secondes.

L'œuf est déposé à des niveaux très variables de la cavité générale de l'hôte. La majorité des pontes sont effectuées dans le tiers postérieur de l'abdomen, un peu au-dessus de la lumière intestinale du système cryptosolénié, mais il n'est pas rare d'en trouver depuis le premier segment thoracique jusqu'au pygidium. Ces œufs sont généralement insérés sur les tubes de Malpighi. Très accidentellement, ils peuvent se trouver sur le tube digestif et, exceptionnellement, sur un ganglion de la chaîne nerveuse.

Développement embryonnaire.

Quoique le phénomène soit moins marqué que chez certains *Braconidae*, il se produit une augmentation notable du volume de l'œuf au cours du développement. Sa taille passe de 270-280 µ/70 µ à 450-460 µ/150 à 200 µ. Le volume est ainsi approximativement multiplié par six (fig. 7 A, B).

Le développement embryonnaire demande 3 jours à 18-20°. En 1953, les pontes eurent lieu principalement entre le 13 et le 24 mars, les éclosions entre le 26 mars et le 10 avril.

La sortie de la larve est très rapide. Il apparaît, au niveau de ses mandibules, une fente transversale qui s'étend sur les deux tiers de la circonférence de l'œuf. La coiffe se replie à la façon d'un couvercle et la larve est littéralement projetée à l'extérieur avec les débris de la séreuse embryonnaire (fig. 7 C, D). Seuls, les derniers segments abdominaux se

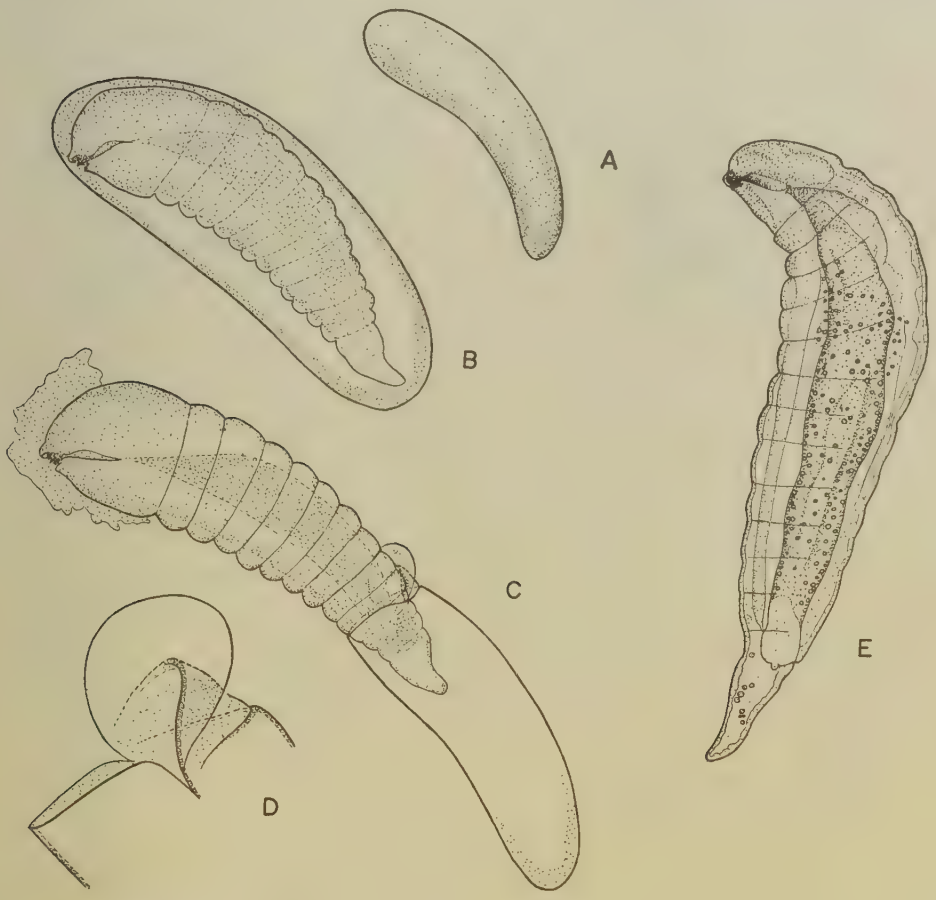

FIG. 7. — Développement embryonnaire de *Th. melanogaster* ; A : œuf fraîchement pondu ; B : œuf en fin de développement ; C : éclosion ; D : détail de l'ouverture du chorion ; E : larve au premier âge.

dégagent plus lentement. Le chorion reste fixé aux tubes de Malpighi et persiste très longtemps dans la cavité générale. Il ne s'agit pas d'une fixation secondaire comme l'avait supposé CUSHMAN (1916).

Développement larvaire (fig. 8 *a* et *b*).

La jeune larve mesure 450 à 510 μ. Elle ne possède aucune réserve adipeuse et commence aussitôt à s'alimenter. Elle le fait principalement aux dépens de l'hémolymphe quoique nous ayons pu observer l'absorption d'éléments figurés lorsque ceux-ci passent à portée des mandibules.

Toutefois, durant le premier âge, cette prise d'alimentation ne semble pas réduire notablement la richesse hémocytaire du sang. A 18°, pendant les premiers jours de la vie larvaire, le tube digestif se remplit progressivement et, à partir du 3e ou du 4e jour, prend une coloration jaune-or. La formation de lobules adipeux dans la cavité générale commence dès la

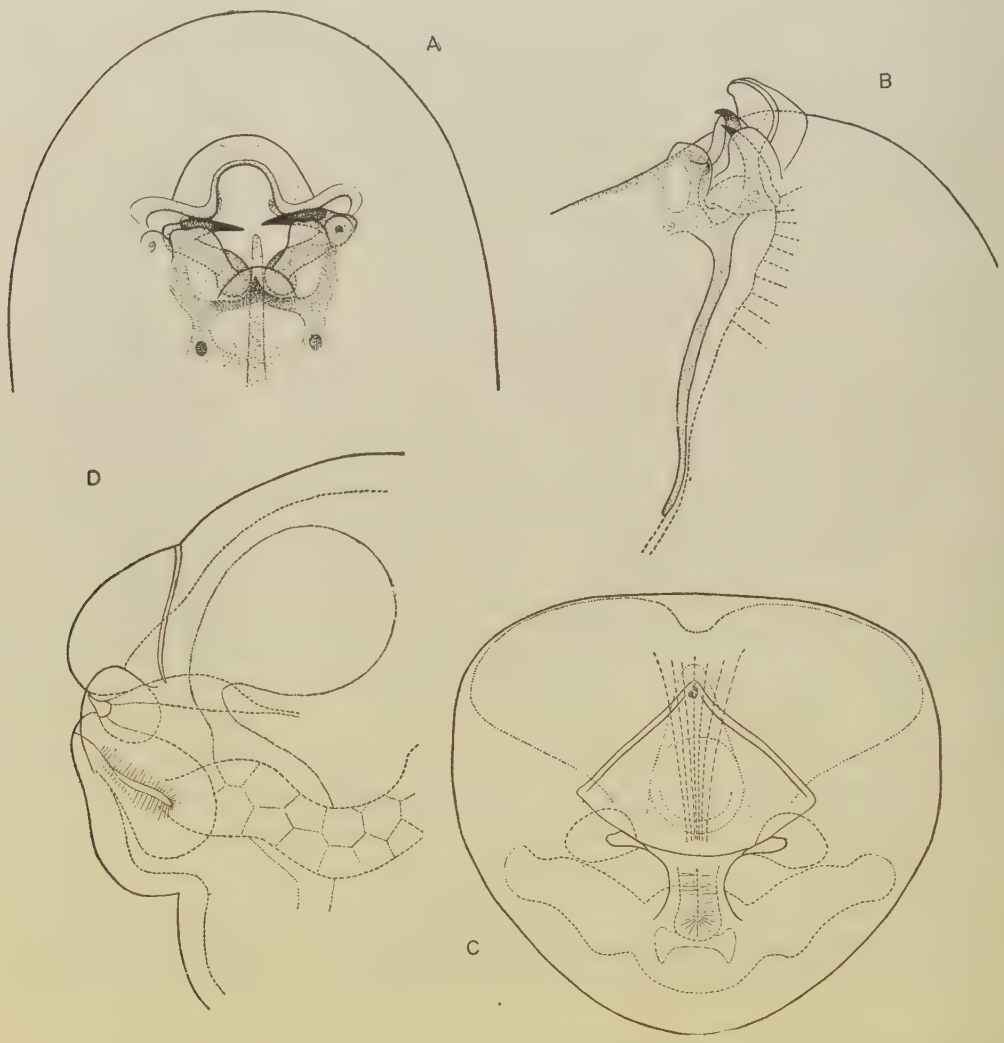

FIG. 8 *a*. — Morphologie larvaire de *Th. melanogaster* ; tête de la larve au premier âge vue de face (A) et de côté (B) ; tête de larve au deuxième âge vue de face (C) et de côté (D).

fin de cet âge et s'accentuera ultérieurement. A ce moment, la larve parasite se place parallèlement au tube digestif de l'hôte, sensiblement au niveau du tiers postérieur de l'abdomen, au voisinage du système cryptosolénié. Les larves surnuméraires qui sont mortes peu après l'éclosion sont, par contre, entraînées dans la région pygidiale par le courant sanguin.

Au moment où la larve d'Altise atteint son complet développe-

ment, la larve parasite ne dépasse pas encore 1000 à 1100 μ. Elle ne semble pas affecter la croissance et le comportement de son hôte. Celui-ci s'enfouit alors dans le sol (fin avril, courant mai) où il confectionne une logette de terre où, indemne, il devrait normalement se nymphoser.

Au cours de la première partie de la vie prénymphale de l'Altise (3 à 4 jours à 18°), la larve hôte conserve sa mobilité et subit peu de

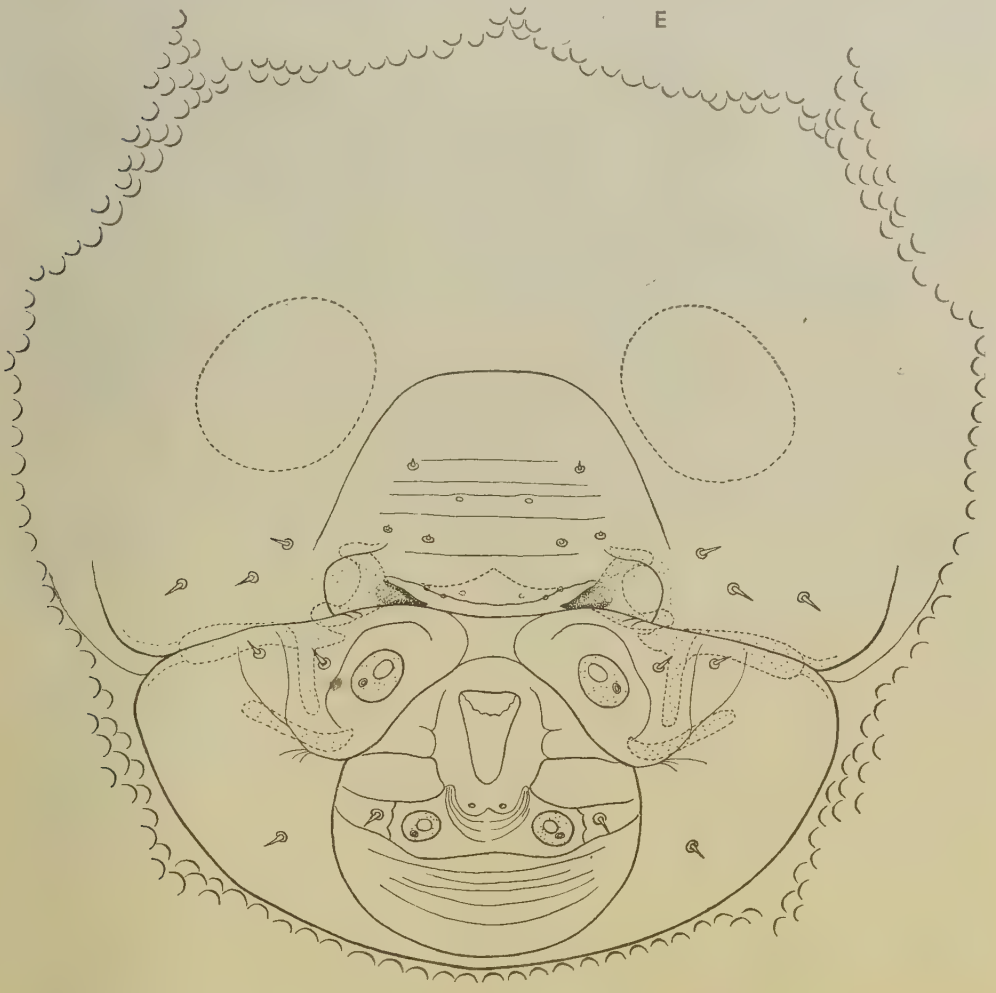

FIG. 8 *b*. — Tête de la larve au dernier âge vue de face.

transformations. La larve de *Thersilochus* atteint alors 1350 à 1500 μ et mue. Elle prend une orientation définitive, la tête dirigée vers le pygidium. Il arrive accidentellement que le parasite soit en position inverse, sans que son développement en soit apparemment perturbé.

La deuxième partie du stade prénymphal de l'hôte correspond à la généralisation des phénomènes d'histolyse : désorganisations successives du tissu adipeux, du système nerveux, du tube digestif et enfin de la

musculature avec enrichissement de plus en plus marqué du sang en histoblastes. L'Altise prend ensuite peu à peu la forme nymphale par réduction rapide de la longueur, accroissement de la largeur, modifications externes qui résultent alors des phénomènes d'histogenèse. C'est la période d'alimentation intense des larves entomophages. Celles-ci ne s'attaquent pas directement aux organes de l'hôte qui conserve très longtemps sa vitalité mais consomment les histoblastes au fur et à mesure de leur libération dans l'hémolymphe. Il est difficile de préciser le nombre de mues que subit ce parasite. D'après la taille de la tête, il semble y avoir 5 âges successifs ; le premier et le dernier âges sont très caractéristiques (fig. 8 A et E) ; les âges intermédiaires sont, par contre, très difficiles à définir car ils correspondent à des larves glabres, indifférenciées et non chitinisées (fig. 8 C, D). L'épiderme se desquame et peut rester très longtemps adhérent à l'Insecte.

Les larves aux deuxième et troisième âges (1500-2800 μ) s'accroissent rapidement. D'une façon générale, tout volume libéré par l'histolyse d'un organe de l'hôte semble aussitôt occupé par suite d'un accroissement volumétrique sensiblement correspondant du parasite. Ce dernier se charge de plus en plus de réserves adipeuses et d'urates qui forment des îlots blanchâtres, nettement visibles par transparence.

La larve au quatrième âge (2800 à 3800-4200 μ) apparaît au moment où disparaissent les dernières traces du tube digestif, de la musculature sous-épidermique et des histoblastes. Tous les éléments figurés étant consommés, les phénomènes d'histogenèse prénymphale de l'hôte ne peuvent avoir lieu.

Lorsque la larve a atteint sa taille maximum, elle occupe la quasi-totalité du volume de l'hôte dont il ne reste que les téguments et les parties chitinisées. La disparition de tous les tissus suppose non seulement une prise d'alimentation sur les histoblastes mais en plus une digestion enzymatique des organes qui n'ont pas été désorganisés par l'histolyse. En effet, la position entotrophe des mandibules et le volume de la larve qui l'empêche de se mouvoir, laissent supposer qu'il ne peut y avoir, désormais, de prise d'alimentation directe sur les organes de l'hôte.

Contrairement à ce qu'a observé CUSHMAN avec *Thersilochus conotracheli* RILEY, il n'y a pas d'alimentation ectoparasitaire en fin de développement. Au moment où l'hôte devrait normalement se nymphoser s'il n'était pas parasité, la larve de *Thersilochus* atteint le cinquième âge et se libère rapidement des téguments vides de l'Altise.

Stade prénymphal et nymphal.

La larve reste alors dans la logette prénymphale de l'hôte qu'elle tapisse d'un cocon brunâtre formé de deux couches soyeuses distinctes : une couche externe assez lâche et relativement épaisse et une couche

interne beaucoup plus mince, parcheminée. La confection du cocon ne peut être menée à bien que si la logette de l'hôte est intacte et elle s'accompagne d'une réduction notable du volume de la larve qui passe de 3600-4200 μ à 3200-3300 μ.

Le développement prénymphal a une durée sensiblement égale au développement nymphal de l'Altise du Colza. Voici d'ailleurs, en fonction de la température, la durée des différents stades endogés du parasite.

température	25°	20°	15°	10°
stade larvaire (dans la pré-nymphe)	7 jours	9-10 jours	14 jours	27-42 jours
stade prénymphal	11 j	15-16 j	22-25 j	44-65 j
stade nymphal	17 j	22-24 j	34-38 j	68-100 j
Somme	35 j	50 j	80 j	150-207 j

Dans les conditions naturelles, la mue nymphale a lieu dans la première quinzaine de juin, c'est-à-dire au moment de la sortie des adultes de *Psylliodes chrysocephala* L. Elle est immédiatement précédée du rejet d'un meconium abondant, masse brunâtre qui est déposée à l'extrémité postérieure du cocon. Ces déchets sont rapidement recouverts par la dépouille larvaire qui restera pendant un certain temps adhérente à l'extrémité de l'abdomen de la nymphe.

La mue imaginale à lieu 15 à 20 jours après, soit entre le 30 juin et le 15 juillet. Les adultes resteront alors dans leur cocon jusqu'au printemps suivant.

2° Caractères biologiques des autres espèces.

Les caractères biologiques des autres espèces sont extrêmement voisins de ceux de *Thersilochus melanogaster* Thoms. Les genres *Thersilochus* et *Isurgus* s'en distinguent par la nature de leur hôte et le décalage de leur période d'activité. Le genre *Aneuclis* présente des caractères plus particuliers puisqu'il a un cycle polyvoltin.

Aneuclis melanarius Holmgr.

Cette espèce est capturée en petit nombre à la fin de l'été et dans le courant de l'automne. Elle parasite alors les jeunes larves de *Ceuthorrhynchus pleurostigma* Marsh. et de *Psylliodes chrysocephala* L. Elevé au laboratoire, *A. melanarius* apparaît quatre à cinq jours avant son hôte et commence aussitôt à se reproduire. En plein champ, il hiverne à l'état de larve au premier âge à l'intérieur de la larve du Coléoptère et l'adulte apparaît dans le courant du mois de mai ou de juin. Ce parasite a été obtenu à partir de larves de *C. assimilis* Payk. récoltées le 9 juin (sortie des adultes les 25 et 28 juin) et le 17 juillet (sortie d'un adulte le 25 août). C'est une espèce assez rare qui semble se multiplier difficilement sur son hôte d'été pourtant extrêmement abondant.

Aneuclis incidens THOMS.

La première génération printanière est très peu nombreuse et nous n'avons pu capturer qu'un seul individu à cette époque de l'année (mâle, le 15 juin 1952).

Nous n'avons jamais constaté de diapause chez cette espèce. Parmi les parasites polyvoltins de Méligèthes, c'est l'espèce qui exige le plus de temps pour se développer. En été, les adultes de *Calyptus sigalphoides*

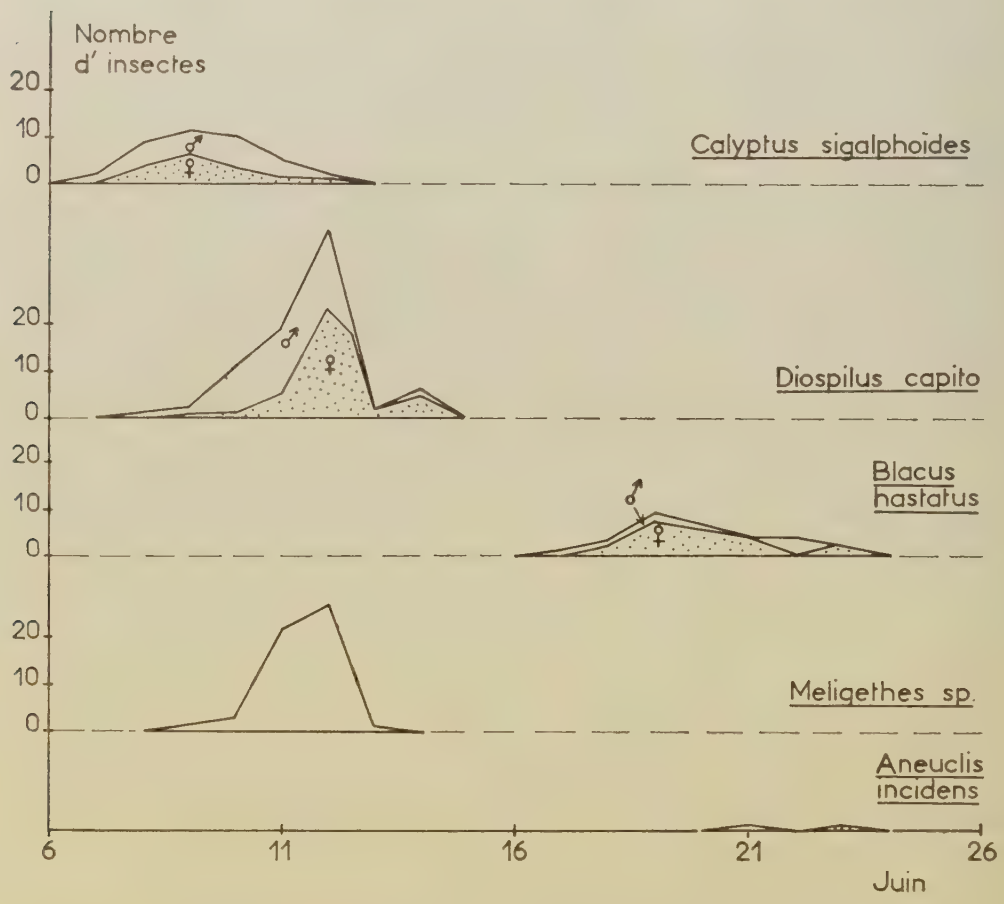

FIG. 9. — Décalage des sorties de différents parasites issus de larves de Méligèthes arrivées en fin de développement le 20 mai 1952.

éclosent 2 jours avant leur hôte, ceux de *Diospilus capito* sensiblement en même temps, ceux de *Blacus hastatus* 8 à 9 jours plus tard et ceux d'*Aneuclis incidens* avec 10 à 15 jours de retard (fig. 9).

La deuxième génération apparaît entre le 20 juin et le 20 juillet ; c'est d'ailleurs l'époque où les captures sont les plus fréquentes. Cette espèce parasite alors, à nouveau, les larves de Méligèthes sur les dernières fleurs de Colza d'hiver, sur les Crucifères oléagineuses de printemps et sur les Sanves. Sa période d'activité se termine au début du mois d'août et il n'est pas rare d'observer à cette époque un taux de parasitisme avoi-

sinant 80 p. 100 parmi les larves qui se développent sur *Sinapis arvensis*.

Les adultes de troisième génération apparaissent à partir du mois d'août jusqu'à la fin du mois de septembre. Ils ne peuvent se reproduire, à cette époque, que sur les Crucifères adventices et principalement sur les Sanves qui hébergent encore quelques larves de Méligèthes jusqu'à la mi-octobre. Ces hôtes étant toutefois extrêmement rares, nous n'avons pu mettre en évidence la présence de parasites. Il est très vraisemblable que *A. incidens* hiverne en très petit nombre, à l'état larvaire, dans les prénymphes de Méligèthes et éclot, au printemps suivant, dans le courant du mois de mai.

Isurgus morionellus Holmgr.

L'hôte de cette espèce est connu depuis longtemps puisque, dès 1880, Brischke signale l'obtention d ce parasite à partir de *Meligethes aeneus*. Oberstein (1919) en fait mention comme ennemi naturel de la même espèce en Silésie où il l'a observée, au printemps de 1918, dans des champs de Raves. Friederichs, en 1919, étudie quelques aspects de la biologie d'*Isurgus heterocerus* Thoms., vivant sur le même hôte ; il signale que ce parasite, selon l'avis du déterminateur Schmiedeknecht, est synonyme de *Thersilochus morionellus* Holm. Blunk (1920) en Allemagne trouve, sur *Meligethes* sp., trois espèces d'*Isurgus* : *I. morionellus* Holmgr., *I. heterocerus* Thoms. et une autre indéterminée. Ces observations sont confirmées par Börner, Blunck et Speyer en 1921. Ces auteurs donnent des courbes de capture des deux premières espèces ; celles-ci apparaissent sensiblement à la même époque (*I. morionellus* : 29 mars au 8 juillet ; *I. heterocerus* : 8 avril au 28 juin), les mâles étant nettement prédominants jusqu'au 18-26 juin. La première espèce semble plus fréquente que la seconde. Quelques individus isolés d'*I. morionellus* ont été capturés les 7 et 27 août. Wolf et Krause, en 1926, observent que *Meligethes aeneus* F. n'a qu'une génération par an et qu'il est attaqué par *Isurgus morionellus* Holmgr., mais non par *I. heterocerus* Thoms. La première espèce est retrouvée par Miles (1927) dans le Lincolnshire (Angleterre). Gunthart (1949) signale, en Suisse, la présence exclusive de *Isurgus heterocerus* Thoms. Fritzsche (1956) a obtenu, en plus, *Isurgus interstitialis* qui, au laboratoire, serait capable de parasiter les larves de *Meligethes aeneus*, *M. coracinus*, *M. viridescens*, et *M. picipes* et même les adultes des deux dernières espèces.

Dans la région parisienne, nous n'avons trouvé que trois espèces de *Thersilochina* parasites de larves de *Meligethes* sp. : une espèce polyvoltine déjà étudiée *Aneuclis incidens* Thoms. et deux espèces univoltines, *Isurgus morionellus* Holmgr. et *I. heterocerus* Thoms.

I. morionellus est un des premiers parasites larvaires de Méligèthes

qui apparaissent au printemps (2 mai 1952, 15 avril 1953, 23 avril 1954, 28 avril 1955). Les imagos, dont les sorties sont très échelonnées (voir p. 515) peuvent être capturés jusqu'à la mi-juin (fig. 5). En fait la période d'abondance maximum se situe entre le 10 et le 20 mai, l'importance des captures devenant de plus en plus faible au cours du mois de juin.

Le développement larvaire est sensiblement identique à celui de *Th. melanogaster*. Cet Insecte n'a qu'une génération par an et présente une très longue diapause imaginale (voir p. 514).

Quoique les adultes d'*I. morionellus* soient capturés en très grand nombre chaque année, cette espèce a une efficacité parasitaire beaucoup plus faible que d'autres Hyménoptères notablement moins abondants (taux de parasitisme annuel à Versailles : 1,4 à 11 p. 100).

Isurgus heterocerus THOMS.

Cette espèce a sensiblement les mêmes caractères biologiques qu'*I. morionellus*. Toutefois, la sortie des adultes est en moyenne nettement plus tardive et peut s'échelonner jusqu'à la fin du mois de juin (p. 517). Cette espèce est peu abondante (4 *I. heterocerus* capturés à Versailles en 1952 pour 64 *I. morionellus*, 14 pour 441 en 1953, 8 pour 240 en 1954, 10 pour 59 en 1953) et son efficacité parasitaire est très faible.

Thersilochus fulvipes GRAV.

Cet Insecte correspond vraisemblablement à l'espèce signalée par de GAULLE (1908, observations de GOUREAU et GIRAUD), sous le nom de *Thersilochus moderator* L., comme parasite de *Ceuthorrhynchus napi* GYLL. et de *C. punctiger* GYLL. MEUCHE (1942) rapporte que, selon l'avis du Dr KUPKA, les hôtes de *Th. moderator* seraient *C. napi* GYLL., *C. punctiger* GYLL. et *C. sulcicollis* PAYK., celui de *Th. nitidus* BRIDGM. et *Th. truncorum* L. serait *C. pleurostigma* MARSH., celui de *Th. triangularis* serait *C. roberti* GYLL. GÜNTHART (1949), en accord avec le Professeur FERRIÈRE, pense que *C. quadridens* PANZ. est parasité par *Th. melanogaster* THOMS. et *C. napi* GYLL. par *Th. gibbus* HOLMGR. BÜHL (1952) et KAZDA (1953, 1956) conservent ces déterminations. Ces contradictions proviennent du fait que la systématique du genre *Thersilochus* est très confuse et que les diverses espèces sont très difficiles, sinon impossibles, à déterminer avec les ouvrages qui existent actuellement. J'ai pu examiner, au Museum de Genève, le matériel de BÜHL et de GÜNTHART ; il s'agit des mêmes espèces que celles que j'ai pu obtenir. Grâce à l'obligeance du Dr AUBERT, ces Insectes ont pu être comparés aux types de la collection THOMSON. Ni les individus issus de *C. napi*, ni ceux provenant de *C. quadridens* ne correspondent aux noms jusqu'alors proposés. Ils appartiennent à des espèces différentes : *Th. fulvipes* GRAV. et *Th. tripartitus* BRISCHKE (AUBERT et JOURDHEUIL, 1959).

Th. fulvipes Grav. vit aux dépens des larves de *C. napi* qui minent les tiges de Crucifères. Les adultes apparaissent généralement au cours de la dernière quinzaine du mois d'avril mais il peut y avoir des variations annuelles importantes (2 mai 1952, 10 avril 1953, 10 avril 1954, 20 avril 1955, 21 avril 1956, 18 mars 1957). La période d'activité maximum est assez brève et se situe le plus souvent à la fin du mois d'avril et au début du mois de mai. La période d'apparition des adultes de *Th. fulvipes* est nettement plus courte que celle des *Isurgus* (fig. 5). Le taux de parasitisme annuel est en général plus élevé que pour les espèces précédentes mais peut subir de très grosses variations d'une année à l'autre (tableau I). Nous avons constaté, à partir de 1957, une diminution brutale de la densité de population de *C. napi* et parallèlement un abaissement notable du taux de parasitisme (< 20 p. 100). *Th. fulvipes* peut être considéré comme un parasite très actif ; il limite efficacement, quoique avec un certain délai, les pullulations de son hôte.

Dans les tiges de Crucifères, les larves de *C. napi* sont parfois intimement associées à celles d'un autre *Curculionidae* : *C. quadridens*. Nous avons pu obtenir accidentellement, à partir de cette dernière espèce, des *Th. fulvipes* parfaitement viables mais de très petite taille. Ce nanisme est vraisemblablement dû au volume beaucoup plus réduit de la larve de *C. quadridens*.

Thersilochus tripartitus Brischke.

Cet Hyménoptère semble parasiter uniquement *C. quadridens*. Il présente les mêmes caractères biologiques que l'espèce précédente. Sa période d'activité maximum est toutefois plus tardive que celle de *Th. fulvipes* (10 à 15 jours). Il faut noter qu'il existe généralement un décalage du même ordre dans le cycle biologique de leurs hôtes respectifs, *C. napi* et *C. quadridens*.

Les adultes ont été capturés du 2 au 18 mai 1952, du 16 avril au 10 mai 1953, du 23 avril au 1er juin 1954 et du 27 avril au 7 mai 1955. Les premiers imagos sont apparus le 1er mai 1956 et 28 mars 1957. Il existe aussi, pour cette espèce, de grosses variations dans la date annuelle de sortie des insectes parfaits. Leur période d'abondance maximum se situe généralement en mai.

L'activité parasitaire de *Th. tripartitus* est beaucoup plus faible que celle de *Th. fulvipes*. Le taux de parasitisme annuel semble rarement excéder 50 p. 100.

Thersilochus stenocari Gregor.

Les larves de *C. picitarsis* sont parasitées par une espèce de *Thersilochus* dont les caractères morphologiques sont indifférenciables de

ceux de *Th. stenocari* GREGOR. Cet Hyménoptère a été obtenu par ROZSYPAL (1941) à partir de *Stenocarus fuliginosus* MARSH.

Bien qu'il y ait identité morphologique entre les specimens de GREGOR et les nôtres, ces deux populations ne semblent pas avoir le même cycle biologique. En Slovaquie, *Th. stenocari* parasite *Stenocarus fuliginosus* en mai. En France, il apparaît en même temps que *Th. melanogaster* (février, mars) et s'attaque aux larves de *C. picitarsis* qui vivent à la base des pétioles ou de la tige des Crucifères oléagineuses d'hiver (Colza, Navette).

Cet Insecte est très actif et, sur des larves de Charançons récoltées en 1956 dans la Marne, nous avons noté un taux de parasitisme de 71,7 p. 100.

Autres Thersilochina.

FAHRINGER (1922) a signalé que les larves de *C. pleurostigma* étaient fortement parasitées par *Th. truncorum*. Nous n'avons pas constaté la présence de cet Hyménoptère dans la région parisienne. MEUCHE (1941) a signalé aussi l'obtention de *Temelucha carinifera* THOMS. à partir de *P. chrysocephala*. Dans un travail antérieur (BONNEMAISON et JOURDHEUIL, 1954) nous avons confirmé cette observation. En fait, la détermination de nos parasites était inexacte ; il s'agit d'*Aneuclis melanarius* HOLMGR.

B. — LES DIOSPILINAE

La tribu des *Diospilinae* possède plusieurs genres dont le plus fréquemment représenté est le genre *Diospilus* HALIDAY 1832. Les auteurs ont fait de nombreuses confusions ; les seules espèces dont la détermination est certaine et les hôtes connus sont presque toutes parasites de Coléoptères inféodés aux Crucifères.

1° Caractères biologiques de Diospilus morosus REINHARDT.

Cette espèce a été observée sur *Phyllotreta nemorum* L. en Russie par PIATAKOVA (1928). NEWTON (1931) la retrouve sur le même Insecte en Angleterre. GODAN (1950) signale la présence d'une pupe de cet Hyménoptère dans une galerie de *Psylliodes chrysocephala* L. Nous avons pu l'obtenir à partir de larves de cette dernière espèce ainsi que de larves de *Ceuthorrhynchus assimilis* PAYK. et de *Phyllotreta nemorum* L.

Activité imaginale.

D. morosus apparaît tardivement dans nos régions, vers la fin du mois de mai et plus fréquemment au cours de la première quinzaine du

mois de juin. Il s'attaque alors aux larves de *Ceuthorrhynchus assimilis* et de *Phyllotreta nemorum*. Sa période d'activité s'étend du 10 juin au début du mois de juillet. Une deuxième génération, beaucoup plus abondante, éclôt dans le courant du mois de juillet. Elle parasite, à nouveau, les mêmes espèces qui se sont alors raréfiées. Une troisième génération, plus réduite, manifeste son activité sur les dernières larves de ces espèces phytophages au début du mois d'août. Il apparaît quelques individus de quatrième génération au début du mois de septembre.

A cette époque, il n'y a plus d'hôtes d'été disponibles et c'est seulement vers la fin du mois de septembre que les derniers parasites survivants pourront déposer leurs œufs dans les premières larves de *Psylliodes chrysocephala* où *D. morosus* REINH. hivernera à l'état larvaire.

FIG. 10. — Femelle de *Diospilus oleraceus* HAL. issue de *P. chrysocephala* L.

Il s'agit donc d'une espèce strictement polyvoltine, qui possède quatre générations par an. Elle est obligée d'effectuer des alternances saisonnières d'hôte, en raison du cycle univoltin des espèces phytophages.

Ponte et développement embryonnaire.

Les femelles possèdent une fécondité potentielle très élevée ; on compte en effet une vingtaine d'ovarioles par ovaire et, dans chaque ovariole, il n'y a pas moins d'une dizaine d'ovocytes en vitellogenèse, en plus d'une réserve abondante d'ovocytes indifférenciés.

Contrairement aux *Thersilochina*, les *Diospilinae* ont besoin de s'alimenter pour que leurs œufs mûrissent. Cette alimentation est constituée principalement par le nectar des fleurs de Colza.

Le comportement de ponte est voisin de celui des *Thersilochus* ; les œufs sont introduits à des hauteurs variables dans la cavité générale de l'hôte et flottent librement dans l'hémolymphe. Ils ont tendance à se grouper dans la région pygidiale. La ponte a lieu à des stades très variables du développement larvaire de l'hôte.

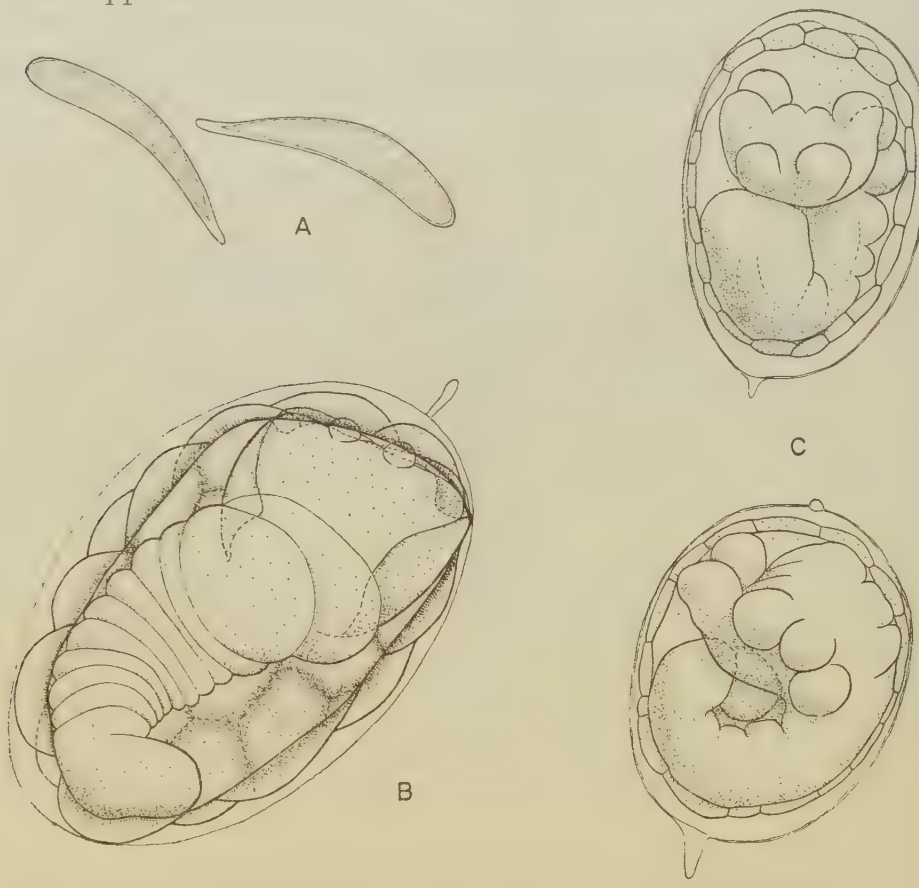

FIG. 11. — Développement embryonnaire de *D. morosus* REINH. ; A : œuf fraîchement pondu ; B : fin de développement embryonnaire ; C : embryon.

L'œuf, fraîchement pondu, est fusiforme et mesure 180-190 μ/22-25 μ. Il augmente très rapidement de volume pour atteindre en fin de développement 380 à 400 μ/190 à 200 μ. Sa forme est alors nettement ovoïde (fig. 11).

Développement larvaire et nymphal (fig. 12).

La jeune larve mesure environ 500 μ à la naissance. Elle possède une vésicule anale dont le volume va considérablement augmenter au cours du développement. Elle a des mœurs monoparasitaires et les larves surnuméraires meurent peu après l'éclosion.

Le mode d'alimentation est sensiblement identique à celui des *Ophioninae*. Le développement est toutefois plus rapide que chez les espèces précédentes ; la première mue a lieu quelques jours avant le complet développement de la larve hôte. Le parasite se nourrit alors

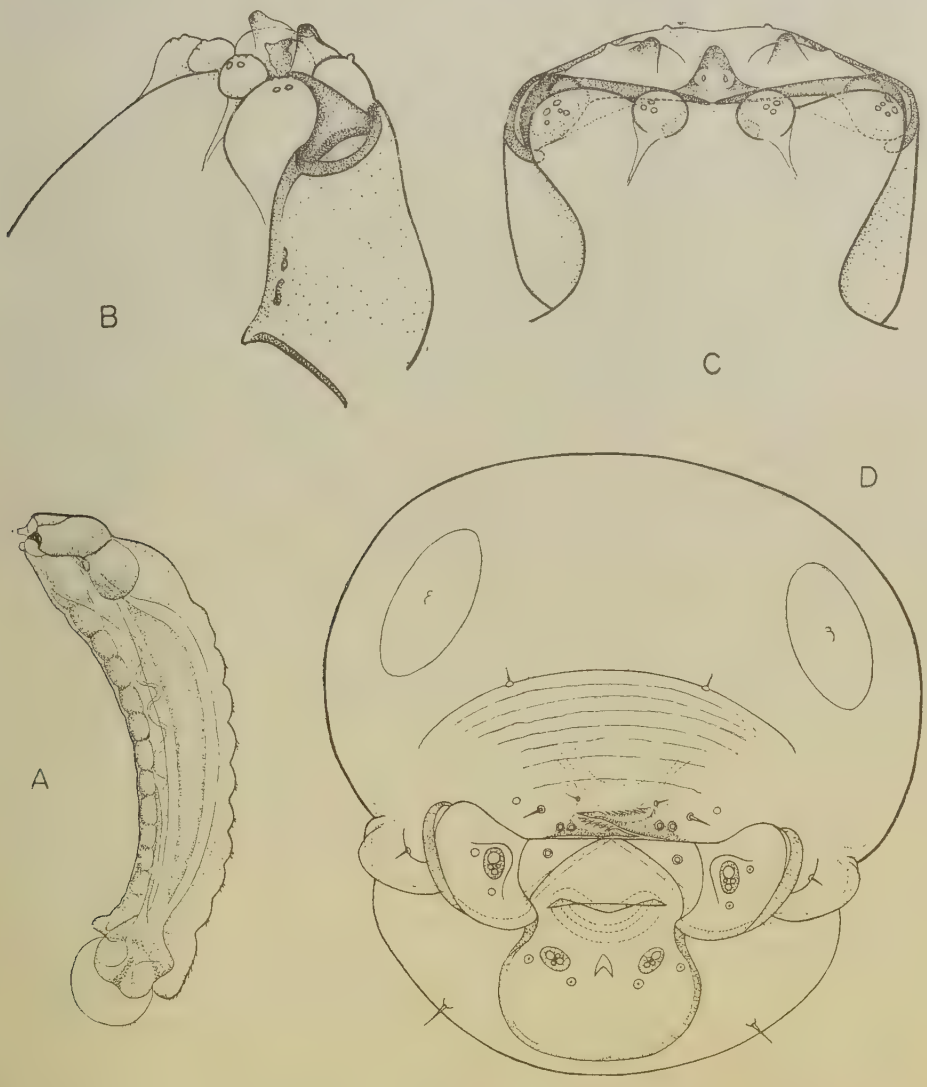

FIG. 12. — Morphologie larvaire de *D. morosus* ; A : larve au premier âge ; B et C : tête de larve au premier âge vue de côté et de face ; D : tête de larve au dernier âge vue de face.

aux dépens des hémocytes qui sont presque tous consommés au moment où débute, chez l'hôte, les phénomènes d'histolyse prénymphale.

La séreuse embryonnaire de *D. morosus* s'individualise en cellules isolées qui flottent librement dans le sang mais ne présenteront pas cette dégénérescence adipeuse spectaculaire que l'on verra ultérieurement chez les *Euphorinae* (p. 500).

Le développement des stades suivants est très rapide. La larve mûre tisse son cocon dans la logette nymphale de l'Altise et l'adulte apparaît généralement quelques jours avant ou en même temps que les imagos des hôtes non parasités. Le laps de temps séparant l'enfouissement de la larve-hôte (*P. nemorum*) de la mue imaginale de *D. morosus* est de : 12,5 jours à 25°, 19 jours à 20°, 27,5 jours à 15° et plus de 50 jours à 10°.

2° Caractères biologiques des autres espèces.

Diospilus capito Nees

Cette espèce, très commune en Europe, a été signalée notamment en Angleterre, en Allemagne et en France. Brischke (1880) prétend l'avoir obtenue d'*Anobium striatum* ; en fait, il s'agit plus vraisemblablement de *Diospilus melanoscelus* Nees, vivant sur un autre *Anobiidae*, *Dorcatoma dresdensis* Hbst. (Schutze et Roman, 1931). De Gaulle (1908) et Feytaud (1918) trouvent *D. capito* sur *Rhynchites* (*Byctiscus*) *betulei*. Borner et Blunck (1920) l'obtiennent de *Meligethes aeneus* F. mais le confondent avec *D. oleraceus* Hal. Borner (1921) fait une rapide étude des fluctuations de population de cet insecte et réussit à l'élever sur *Meligethes* sp.. Il constate également un synchronisme entre les sorties de *D. capito* et l'apparition des jeunes imagos de *C. Leprieuri-Rübsaameni* et *C. pleurostigma* et émet l'hypothèse d'une alternance d'hôtes. Speyer, étudiant en 1921 la biologie de *C. Rübsaameni*, obtient ce parasite qu'il appelle à tort *D. oleraceus* Hal. La même erreur est faite par Kaufmann (1923 et 1941) : l'auteur signale que *D. oleraceus* sort au printemps de larves de *C. pleurostigma* et *C. Rübsaameni*. Riggert (1939) corrige cette erreur : « les larves de Meligèthes sont parasitées par *D. capito* Nees tandis que les larves de *C. pleurostigma* le sont par *D. oleraceus* Hal. ». Meuche (1940) trouve, près de Bonn, des larves hivernantes de *P. chrysocephala* L. attaquées par *D. capito* Nees (dét. Fahringer) et suppose qu'il existe une alternance d'hôte entre *Psylliodes* et *Meligethes*. Börner, en 1942, reconnaît son erreur de détermination ; il récolte à l'automne de 1940 des galles foliaires de *C. Leprieuri-Rübsaameni* en Bavière et les met dans des pots au laboratoire ; il en sort des parasites le 30 avril, des Ceuthorrhynques le 11 mars ; l'auteur introduit alors des inflorescences portant des larves de Méligèthes dans la cage où se trouvent ces parasites et obtient, en juin, deux femelles de *Diospilus capito*. En fait, la conduite de cette expérience paraît assez discutable. De toute façon, dans nos régions, cette alternance ne se réalise pas du fait de l'absence de l'hôte d'hiver.

Les premiers Hyménoptères adultes apparaissent au début du mois de mai dans la région parisienne. Ils sont extrêmement rares. La période d'activité parasitaire se situe entre le 1er et le 20 mai avec un maximum

vers le 10 mai. Les Insectes parfaits de deuxième génération apparaissent entre le 1er et le 20 juin. A cette époque, les Colzas d'hiver sont en fin de floraison et l'activité des Hyménoptères se concentre sur les Crucifères de printemps.

La troisième génération éclot généralement entre le 1er et le 20 juillet. Elle est encore très abondante et le taux de parasitisme très important, d'autant plus que les hôtes tendent à se raréfier notablement.

Les imagos de la quatrième génération apparaissent, en nombre plus restreint, dès la fin du mois de juillet ; le maximum des sorties a lieu au cours de la première quinzaine du mois d'août à une époque où subsistent encore quelques larves isolées de Méligèthes sur les « repousses » de Crucifères de printemps ainsi que sur les plantes adventices (Sanves).

Une cinquième génération de parasites est observée dans le courant du mois de septembre. Nous avons pu ainsi obtenir, à partir d'un échantillon de Colza récolté le 4 septembre 1956, 3 femelles de *Diospilus capito* Nees qui sont sorties à la fin du mois (24 et 27 septembre). En faisant des récoltes importantes de fleurs de Crucifères jusqu'à la mi-octobre, nous avons pu mettre en évidence la présence de larves hôtes en très faible quantité jusqu'à cette époque. Dans une larve en fin de développement, nous avons trouvé, le 1er octobre 1956, cinq larves de *Diospilus capito* Nees. En raison de l'abaissement de la température à l'automne, les hôtes restent en arrêt de développement, dans le sol, à l'état prénymphal et terminent leur croissance au printemps suivant, époque à laquelle réapparaissent les *Diospilus*.

Dans la région parisienne, *D. capito* ne semble pas s'attaquer à d'autres Coléoptères des Crucifères. Sur *Meligethes* sp., il est en compétition avec divers Hyménoptères parasites spécifiques de ce genre. Nous avons mentionné précédemment trois *Ophioninae Thersilochina* : *Isurgus morionellus* Holmgr., *I. heterocerus* Thoms. et *Aneuclis incidens* Thoms. Il existe aussi deux *Braconidae* : *Calyptus sigalphoides* et *Blacus hastatus* ainsi qu'un *Serphoidea* : *Cryptoserphus parvulus*. Ces trois dernières espèces sont polyvoltines.

C. sigalphoides et *B. hastatus* ont sensiblement la même biologie que *D. capito* mais ils sont beaucoup plus rares que *D. capito*. Chaque année, il devient impossible de déceler leur présence à partir de la fin du mois de juillet ou du début du mois d'août. Ils réapparaissent au printemps (mai) sensiblement en même temps que *D. capito*.

Diospilus oleraceus Haliday.

Cette espèce semble assez polyphage et a été observée sur divers *Ceuthorrhynchinae* : *Ceuthorrhynchus rapae* Gyll., *C. assimilis* Payk., *C. sulcicollis* Gyll. (synonyme de *C. pleurostigma* Marshall) par Laboulbene (1857), Marshall (1894), Dalla Torre (1898), Elliot et Morley

(1907), de GAULLE (1908), ISAAC (1922), SPEYER (1922), RIGGERT (1939), HOFFMANN (1951) et SCHEIDING (1956). FAHRINGER (1922) signale qu'à partir de 40 galles de *C. pleurostigma* MARSH., il a obtenu 17 *Diospilus oleraceus* HAL. et 5 *Thersilochus truncorum*.

D. oleraceus hiverne dans nos régions, à l'état larvaire, à l'intérieur des larves de *C. pleurostigma* MARSH. où il est en compétition avec un autre *Braconidae* : *Sigalphus obscurellus* NEES. Le taux de parasitisme est assez élevé puisque nous avons trouvé, en 1956, 34,7 p. 100 des hôtes parasités par la première espèce et 19,4 p. 100 par la deuxième.

L'éclosion de la première génération de *D. oleraceus* a lieu dans le courant du mois de mai (5 mai au 15 mai 1953). Ces Insectes peuvent alors parasiter différentes espèces phytophages. Il y a à cette époque, sur les Sanves, des larves appartenant à la génération printanière de *C. pleurostigma* (mai et juin) mais nous n'avons pas trouvé le parasite sur les échantillons récoltés en 1956. Il s'attaque plus fréquemment aux larves de *C. assimilis* PAYK. mais cette espèce apparaît tardivement et, au mois de mai, les premières larves phytophages commencent à peine à éclore. Chaque année, de 1952 à 1955, nous avons noté un faible pourcentage de parasitisme (1 à 4 p. 100) sur des larves de *C. assimilis* ayant atteint leur complet développement entre le 25 mai et le 10 juin.

Une deuxième génération d'Hyménoptères adultes apparaît entre le 15 juin et le début du mois de juillet ; son activité parasitaire est légèrement plus élevée (1 à 10 p. 100).

L'éclosion des Insectes parfaits de troisième génération a lieu courant août. Ces parasites pourront alors se reproduire, soit sur les dernières larves de *C. assimilis* PAYK., soit sur les premières larves de la génération hivernante de *C. pleurostigma*. Il peut d'ailleurs apparaître, courant septembre, d'une quatrième génération qui s'attaquera alors, soit aux larves de *C. pleurostigma*, soit aux larves de *C. picitarsis* GYLL. et de *Psylliodes chrysocephala* L.

Sigalphus obscurellus NEES a un cycle biologique sensiblement identique ; il hiverne sur *C. pleurostigma* et *C. picitarsis* et estive sur *C. assimilis* ; la première génération printanière a également la possibilité de se développer sur *Ceuthorrhynchus napi* GYLL. ainsi que, très accidentellement, sur *Ceuthorrhynchus contractus* MARSH. et *C. pleurostigma*.

C. — LES EUPHORINAE

BÖRNER, BLUNCK et SPEYER (1921) signalent la présence de larves de *Perilitus* NEES (synonyme de *Microctonus* WESM.) dans les adultes de *Phyllotreta* sp. et de *Psylliodes chrysocephala* L. En 1923, KAUFMANN retrouve des larves d'Hyménoptères entomophages dans les imagos de *P. chrysocephala* et surtout de *Phyllotreta atra*. Dans cet hôte,

il note la présence d'un hyperparasite. Selon SPEYER (1925), KAUFMANN aurait obtenu les espèces suivantes :

Perilitus bicolor WESM. sur *Phyllotreta atra, P. undulata, P. vittula.*
Perilitus aethiops NEES sur *Phyllotreta vittula.*
Perilitus sp. sur *Psylliodes chrysocephala* L..

Sur *Phyllotreta nemorum* L., NEWTON (1931) signale la présence d'un *Euphorinae* parasite larvaire, *Perilitus aethiops* NEES. Il obtient, d'autre part, *Perilitus areolatus* THOMS. d'un élevage d'adultes de *P. atra, P. cruciferae, P. diademata, P. consobrina, P. nigripes*, et *P. undulata.* Il constate qu'il sort des mêmes Insectes, en juillet, un *Mesochorus*,

FIG. 13. — Femelle de *Microctonus melanopus* RUTHE.

peut-être une espèce nouvelle, dont la position systématique se situe entre *M. nigriceps* et *M. alpigenus* et qui pourrait être un hyperparasite. Il trouve, de plus, dans une femelle de *P. cruciferae* (16 avril) et dans un mâle de *P. nigripes* (12 mai), des larves dont les caractères morphologiques ne correspondent pas à celles des *Perilitus* sp.

Des constatations identiques ont été effectuées sur les *Curculionidae.* Des larves de *Perilitus* ont été observées par SPEYER (1921-24) dans les adultes de *C. quadridens* PANZ. Ce même auteur précise, en 1925, qu'il s'agit de *Perilitus* (*Microctonus*) *melanopus* RUTHE. Au laboratoire, il réussit à faire parasiter des jeunes adultes de *C. pleurostigma* MARSH., *C. assimilis* PAYK., *C. Leprieuri-Rübsaameni* KOLBE et *C. quadridens* PANZ. GÜNTHART (1949) confirme l'existence de ce parasite sur *C. qua-*

dridens mais ne le trouve pas sur *C. napi*. HOFFMANN (1951) et RISBEC (1953) signalent des larves d'*Euphorinae* dans les adultes de *C. assimilis* PAYK. sans préciser l'espèce.

La présence de *Microctonus melanopus* RUTHE a jusqu'alors été observée uniquement sur des *Curculionidae* du genre *Ceuthorrhynchus* inféodés aux Crucifères et aussi très accidentellement sur *P. chrysocephala*. Par contre, les espèces parasites des *Phyllotreta* semblent présenter une plus grande polyphagie. *Perilitus bicolor* WESM. en association avec *P. labilis* peut parasiter jusqu'à 80 p. 100 des adultes de *Psylliodes attenuata* en Russie (DMITRIEV, 1935). *Microctonus* (*Perilitus*) *vittatae* est aussi très polyphage (NAGASAWA, 1943) ; SMITH et PETERSON (1951) le signalent sur *Phyllotreta Zimmermanni*, *P. striolata*, *P. vittata*, *P. discendens*, *P. lineolata* et *P. bipustulata* aux États-Unis. *Microctonus aethiops* NEES s'attaquerait aussi à *Sitona cylindricollis* FAHR. (MUNRO, LERAAS et NOSTDAHL, 1949) et a été introduit aux États-Unis pour lutter contre cet Insecte. En association avec *Perilitus rutilus*, il parasiterait *Sitona hispidula* en Angleterre (JACKSON, 1922) et en association avec *Perilitus secalis*, il se trouverait sur *Phytonomus variabilis* en Russie (YAKHONTOV, 1934). En fait, la systématique du genre *Perilitus* NEES = *Microctonus* WESM. a été très mal étudiée. Les caractères différentiels portent souvent sur des variations de taille et de pigmentation assez fluctuantes. Aussi, convient-il de faire certaines réserves quant à l'exactitude de ces déterminations.

Nous avons mis en évidence la présence de *Microctonus* uniquement sur les adultes des Coléoptères du Colza appartenant aux genres *Phyllotreta*, *Psylliodes*, *Ceuthorrhynchus* (à l'exception de *C. napi*). Les genres *Baris* et *Meligethes* ne sont pas attaqués par ces Hyménoptères. Nous n'avons pas trouvé non plus, *Isurgus interstitialis* signalé par FRITZSCHE (1956) sur les adultes de *Meligethes viridescens* et *M. picipes*.

1° Caractères morphologiques et biologiques de Microctonus melanopus RUTHE.

Les adultes.

Chez de nombreuses espèces d'*Euphorinae*, il existe une parthénogenèse arrhénotoque saisonnière ou constante. Chez d'autres, il y a spanandrie, les mâles étant très rares. Enfin un certain nombre d'espèces sont bisexuées mais différents travaux tendent à prouver que celles-ci peuvent se multiplier parthénogénétiquement. Les différentes générations de *Microctonus melanopus* RUTHE sont bisexuées avec un sex-ratio voisin de un.

Rappelons qu'il existe un dimorphisme sexuel très accusé, portant principalement sur la coloration. La femelle a une tête jaune orangé

avec une tache ocellaire noirâtre, un thorax noir à brun noirâtre, un abdomen brun et des pattes entièrement jaunes. Les mâles sont complètement noirs. Ce dimorphisme se retrouve dans les populations issues des divers *Phyllotreta*, les femelles étant soit bicolores, soit unicolores (brun roux ou beige) et les mâles noirs. Cette particularité a prêté à de nombreuses confusions. Sichel (1854) signale notamment avoir vu sortir de *Timarcha tenebricosa* une vingtaine de petits Braconides appartenant à deux espèces ; en fait, il s'agit des deux sexes d'une même espèce.

L'existence des adultes est brève. Speyer (1925) a réussi à maintenir une femelle en vie durant une semaine. Ogloblin (1913) parle d'une longévité de 20 jours pour *Dinocampus terminatus*. Balduf (1926) considère ce délai comme un maximum pour *Dinocampus coccinellae* qui aurait une fécondité de 200 à 400 œufs. La longévité des mâles de *M. melanopus* Ruthe ne dépasse pas 48 heures ; celle des femelles atteint 8 à 10 jours. Cette différence explique la capture presque exclusive de femelles en plein air. Celles-ci pondent peu après leur éclosion. Les ovaires comportent chacun 6 ovarioles contenant 7 à 8 ovocytes à différents stades de développement, ce qui donnerait une fécondité potentielle d'environ 100 œufs. En fait, au laboratoire, les femelles ne réussissent guère à déposer plus d'une vingtaine d'œufs.

D'une façon générale, les auteurs, ayant fait des études expérimentales, concluent que le réflexe de ponte semble induit par des Insectes extrêmement variés et que l'on peut facilement faire pondre les femelles, non seulement dans leur hôte normal, mais aussi dans des espèces et des genres voisins. Kaufmann (1923) signale qu'une femelle, issue de *P. atra*, pouvait être attirée par *Meligethes aeneus*, *P. atra*, *P. nemorum*, *P. vittula*, *C. pleurostigma*, *C. quadridens* et même *Eurydema oleracea*. Toutefois, seules *P. atra* et, dans d'autres expériences, *P. vittula* contenaient des œufs.

De même, Speyer (1925), après avoir présenté à des femelles de *M. melanopus* des imagos âgés de *C. quadridens* et de jeunes adultes de *C. assimilis*, *C. pleurostigma*, *C. Rübsaameni*, trouve des œufs dans le corps des Ceuthorrhynques quels que soient leur espèce, leur sexe, leur âge ou leur état de maturité. Par contre, en plein champ, il note la présence de larves uniquement dans les Coléoptères âgés et s'aperçoit que seul *C. quadridens* est fortement parasité ; les autres espèces ne le sont pratiquement pas.

En plein air, Cushman (1913) trouve *P. americanus* uniquement sur les adultes de *Megilla maculata* et très rarement sur *Hippodomia convergens*. Au laboratoire, il réussit à faire parasiter divers adultes de *Coccinellidae* : *Adalia bipunctata*, *Anatis quinquedecimpunctata*, *Hippodomia glacialis*, *Coccinella novemnotata*, *Cyclodenia sanguinea* et même différentes larves. Seul *Hiperaspis* sp. n'est pas attaqué. Il n'étudie malheureusement pas le développement ultérieur des parasites.

Jackson (1928) obtient le développement de *P. rutilus* sur *Sitona hispidula* au lieu de *S. lineata*. Bryden et Bishop, en 1945, élèvent *P. coccinellae* sur *Coccinella septempunctata* et réussissent à faire pondre cette espèce sur *Adalia bipunctata*, *Thea vigintiduopunctata*, *Propylea quatuordecimpunctata* mais n'obtiennent de descendance que sur *C. septempunctata* et *C. quinquepunctata*. Smith et Peterson (1951) signalent que *Microctonus vittatae* ne parasite en plein champ que *Phyllotreta striolata* F., *P. discendens*, *P. lineolata* Chitt., *P. bipustulata* F. et *P. Zimmermanni* Crotch. *P. aerea* Allard qui n'est apparemment pas parasité dans les champs est, par contre, attaqué au laboratoire.

En fait, il semble que la spécificité d'une espèce ne soit pas très stricte ; elle peut parasiter, dans les conditions naturelles, plusieurs espèces, voire même plusieurs genres d'une même tribu ou d'une même famille de Coléoptères. Cette polyphagie a permis à *P. americanus*, vivant en Amérique du Nord sur *Olla abdominalis*, de s'adapter à *Coelophora inaequalis* à Hawaï (Timberlake, 1918). De même, selon Smith et Peterson, *M. vittatae* vivait originellement sur *P. bipustulata* et *P. Zimmermanni* ; cet Hyménoptère s'est adapté, depuis 150 ans, à *P. striolata* et *P. vittata*, espèces importées dont il réduit considérablement les pullulations. Ces observations ont d'ailleurs incité Monro, Leraas et Nostdahl à introduire aux U. S. A. des *Microctonus aethiops* Nees récoltés en France dont la première génération a été retrouvée sur *Sitona cylindricollis* Fahr.

Les caractères physiologiques de l'hôte ne semblent pas être, non plus, un obstacle à la ponte puisque ces Hyménoptères déposent leurs œufs dans les adultes quels que soient le sexe, l'âge et l'état de maturité sexuelle des Coléoptères. Dans certains cas, d'autres stades que l'adulte peuvent être parasités. Künkel d'Herculais et Langlois (1891) signalent que la génération estivale parthénogénétique de *Perilitus brevicollis* Hal. évolue sur les larves d'*Haltica ampelophaga* et la génération hivernale bisexuée sur les adultes.

En fait, nous avons constaté, aussi bien au laboratoire qu'en plein champ, une polyphagie beaucoup plus réduite des *Euphorinae* parasites des Coléoptères inféodés aux Crucifères. Leur ponte s'effectue toujours dans les adultes quel que soit d'ailleurs leur état physiologique. *M. melanopus* Ruthe n'attaque pratiquement que les *Curculionidae* (genre *Ceuthorrhynchus*) et les *Euphorinae* issus des divers *Phyllotreta* ne déposent leurs œufs que dans des individus adultes appartenant à ce genre. Nous n'avons pu malheureusement préciser davantage leur spécificité car nous avons constaté, au laboratoire, des erreurs d'instinct analogues à celles signalées précédemment. Dans le volume limité où doivent cohabiter les Altises, l'odeur spécifique de l'hôte normal doit être estompée et l'on constate, bien souvent, la présence d'œufs dans diverses espèces.

Le comportement de ponte a déjà fait l'objet de nombreuses observations. Mis en présence d'hôtes, l'Insecte fait preuve d'une grande excitation, se déplace en tous sens et agite ses antennes. Selon SPEYER (1925), *M. melanopus* RUTHE est capable de déceler sa victime à un centimètre environ. Il la suit alors fidèlement jusqu'à ce qu'elle s'arrête. Il s'approche lentement, replie l'abdomen sous son corps, la tarière se trouvant dirigée vers l'avant. L'hôte, dérangé par l'approche du *Microctonus*, tolère difficilement la présence du parasite qui le frappe à coups répétés avec ses antennes et sa tarière. Il s'échappe très souvent en sautant (cas des *Halticinae*) ou en se laissant tomber (cas des *Ceuthorrhynchus*).

L'oviscapte étant mince et faiblement chitinisé, la ponte ne peut se faire qu'au travers des sutures intersegmentaires, dans la mesure où ces sutures sont elles-mêmes suffisamment dégagées. SPEYER signale que *M. melanopus* cherche à pondre dans la nuque, mais n'y arrive pas, le bord antérieur du pronotum formant une collerette chitinisée. Le seul point vulnérable est l'extrémité de l'abdomen dans la mesure où les valves sont temporairement ouvertes par les mouvements respiratoires, la défécation ou l'accouplement.

Ces difficultés sont parfois encore accrues par les particularités du comportement de ponte. C'est ainsi que, chez une espèce parasite de *Phyllotreta*, le réflexe de ponte n'est déclenché que lorsque la femelle se trouve face à face avec son hôte. Elle insère alors son oviscapte dans la nuque lorsque cette suture est dégagée par l'abaissement de la tête au moment de la prise d'alimentation de l'Altise.

Les œufs.

Les œufs sont ainsi déposés en des endroits bien précis du corps de l'hôte. Chez les *Curculionidae*, nous les trouvons dans le pygidium, au voisinage de l'extrémité distale des voies déférentes. Chez les *Halticinae*, ils sont placés, soit au même endroit, soit dans le premier segment thoracique. Ils sont généralement insérés sur les tissus de l'hôte mais, très souvent, ils se détachent et flottent librement dans la cavité générale.

Sur des hôtes de très grande taille, certaines espèces d'*Euphorinae* peuvent pondre un nombre élevé d'œufs qui se développent simultanément. SICHEL (1854) voit sortir vingt larves de *Perilitus* d'un *Timarcha tenebricosa*. BIGNELL et MARSHALL (1891) obtiennent 40 individus, mâles et femelles, de *Perilitus falciger* à partir d'un *Timarcha laevigata*. Sur *Eleodes tricostata*, MAC COLLOCH (1918) signale que *Perilitus eleodis* pond en moyenne 50 œufs par hôte ; il trouve jusqu'à 124 larves dans un même individu.

Chez les hôtes de plus petite taille, il peut y avoir superparasitisme mais une seule larve réussit à survivre, les autres étant détruites peu après l'éclosion. C'est ce que nous avons observé sur les Insectes nuisibles aux Crucifères.

Les œufs des *Euphorinae*, comme ceux des *Meteorinae*, s'accroissent considérablement durant le développement embryonnaire. L'œuf fusi-

FIG. 14. — Développement embryonnaire de *M. melanopus* ; A : œuf fraîchement pondu ; B, C, D : différents stades de développement ; E : détail du pédicelle ; F : larve néonate et débris de sa séreuse embryonnaire.

forme devient presque sphérique et, par suite de la tension du chorion, le pédicelle peut disparaître plus ou moins complètement. OGLOBLIN (1913) signale que les œufs de *P. coccinellae* passent ainsi d'une taille de 0,08/0,02 mm, à 0,4 /0,2 mm, soit mille fois le volume initial. Chez *P. ruti-*

lus, ce volume est multiplié par 1 200 (Jackson, 1929). Il en est de même pour *M. vittatae* (Smith et Peterson, 1951). Balduf (1926) mentionne une appréciable différence de taille parmi les œufs de *P. coccinellae* qui se trouvent dans les ovaires de la femelle ; certains mesurent 0,08 mm alors que d'autres atteignent 0,29 mm. Cet accroissement serait dû, selon cet auteur, à la rétention prolongée de certains œufs et à l'absorption, par ceux-ci, de fluides provenant de la femelle. L'accroissement maximum a été observé par Strickland (1923) chez un parasite des Noctuelles, *Meteorus dimidiatus* Cress., dont les œufs passent de 0,14 mm 0,04 mm à une taille supérieure à 1,5 mm.

Chez *M. melanopus* Ruthe, le volume initial de l'œuf est multiplié par 300, la longueur de l'œuf étant multipliée par 3, les autres dimensions par 10 (fig. 14).

œuf prélevé dans l'oviducte	192 µ × 33 µ
œuf en tout début d'embryogenèse	264 µ × 112 µ
embryon segmenté	390 µ × 300 µ
larve prête à éclore	550 µ × 330 µ

Cette augmentation de volume provient d'une absorption considérable de liquide à travers le chorion ; la séreuse embryonnaire finit par se détacher complètement du jeune embryon. La jeune larve normalement constituée continue à vivre dans cette enveloppe jusqu'à ce qu'elle atteigne une taille d'environ 900-960 µ. Elle dilacère alors ses enveloppes et flotte dans la cavité générale de l'hôte (fig. 14).

Les larves.

Les auteurs ne sont pas d'accord sur le nombre d'âges larvaires ; la plupart en signalent 3, Smith et Peterson 4 ou 5. Cette approximation provient de la difficulté que l'on éprouve à distinguer les âges intermédiaires indifférenciés (voir *Thersilochus* p. 478).

La larve de premier âge, de type caudé, à tête chitinisée, munie de fortes mandibules, est facilement reconnaissable. Elle mesure de 750 à 1500 µ (fig. 14 F, 15 A et B).

Les larves de type intermédiaire ne présentent, par contre, aucun caractère anatomique particulier. L'appendice caudal, d'abord bien visible, disparaît au fur et à mesure de la croissance. La tête n'est pas du tout chitinisée et ne porte aucune différenciation. La peau est lisse. Si l'on en juge par le nombre des desquamations épidermiques, il semble y avoir trois âges successifs. La larve de deuxième âge (1500-1900 µ) porte encore un appendice caudal développé. La larve de troisième âge (1900-3000 µ) a une tête plus large ; l'appendice caudal a presque disparu. La larve du quatrième âge (2300 à 2700-2900 µ) a une tête encore plus volumineuse avec des organes buccaux séparés par des sillons bien marqués ; le labium est

fortement plissé ; le réseau trachéen devient fonctionnel et est parfaitement visible par transparence.

La larve de dernier âge possède un masque facial typiquement hyménoptériforme, garni de macrotriches (fig. 15 C et D). La coloration des

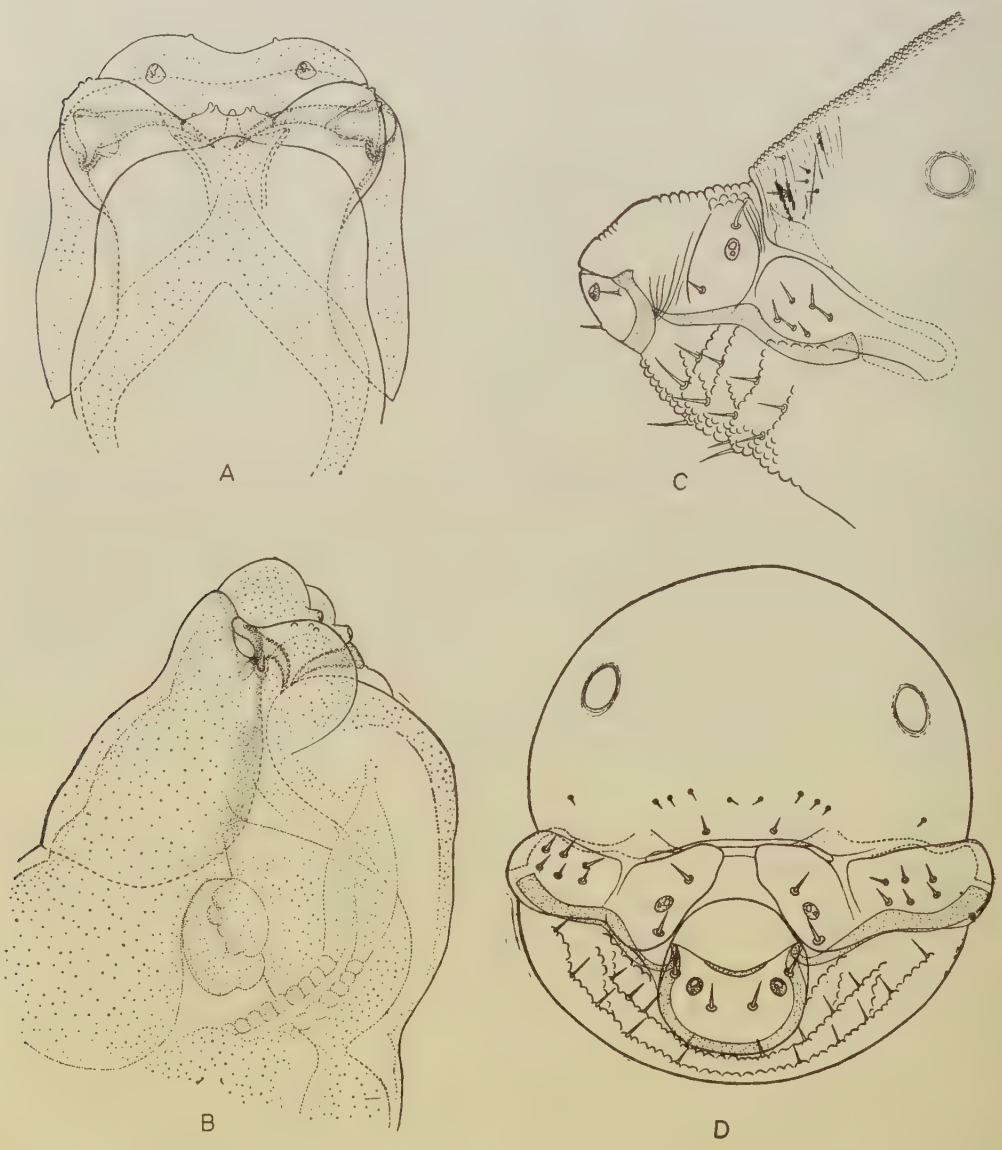

FIG. 15. — Morphologie larvaire de *M. melanopus* ; A, B : tête de larve au premier âge vue de face et de côté ; C, D : tête de larve au dernier âge vue de côté et de face.

pièces chitinisées s'effectue très lentement et n'est terminée qu'après la sortie du parasite de son hôte. Sa taille maximum est de 2900 à 3300 μ.

Alors que le développement embryonnaire s'effectue en 6 à 7 jours à 18-20°, le développement larvaire demande 15 jours à 3 semaines à la même température. Comme nous l'avons observé chez *Thersilochus me-*

lanogaster, la croissance de la larve suit une loi exponentielle et les mues sont de plus en plus rapprochées (fig. 16). Le stade L_1 dure de 10 à 12 jours, les stades L_2 L_3 L_4 de 5 à 6 jours et le stade L_5 un jour. A l'intérieur de certains *Phyllotreta*, les larves éclosent dans la région prothoracique et émi-

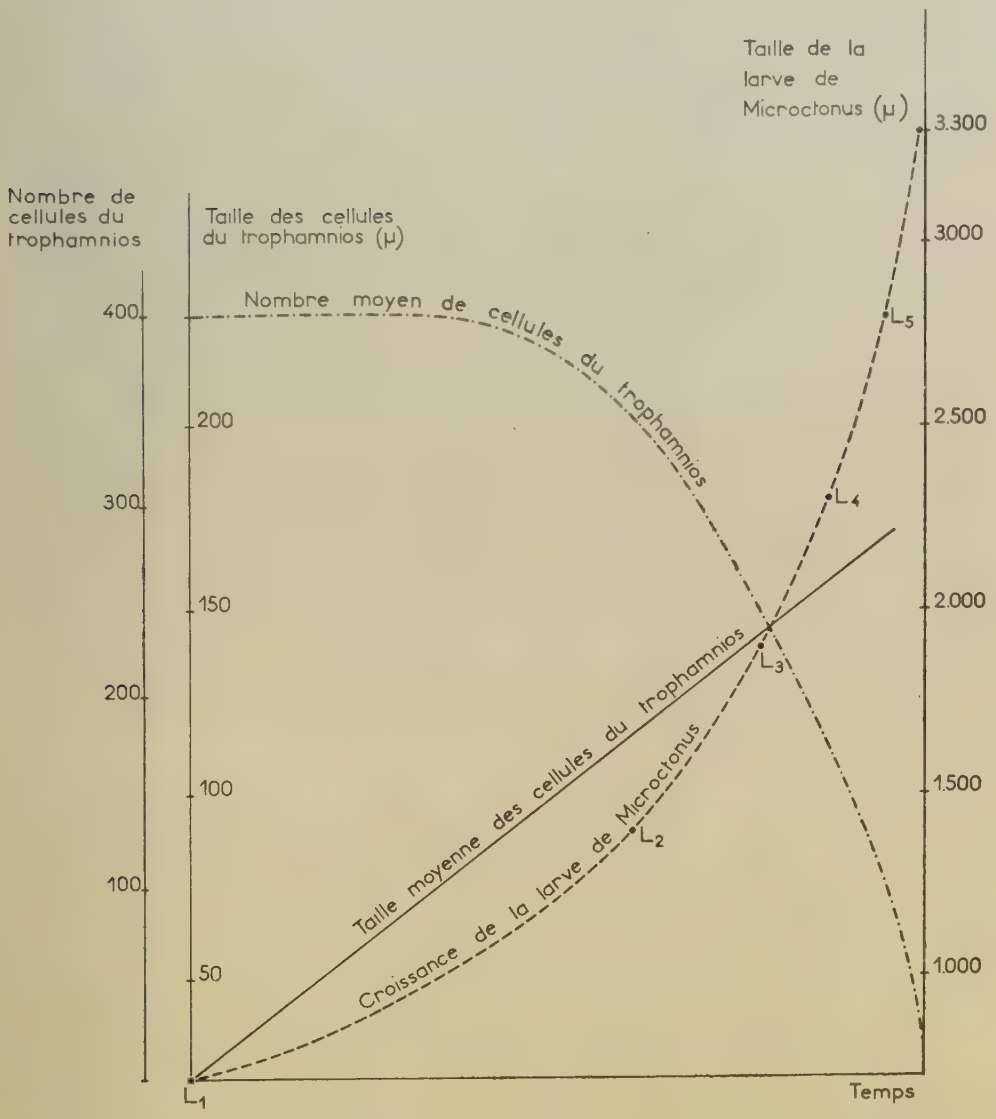

FIG. 16. — Croissance de la larve de *M. melanopus* en fonction du temps ; variation numérique et croissance corrélatives des cellules de sa séreuse embryonnaire.

grent, dès le premier âge, dans la cavité abdominale. Chez toutes les espèces parasites, les larves s'orientent à partir du deuxième âge, la tête tournée vers le pygidium de l'hôte. Comme nous l'avons vu pour *Thersilochus*, il arrive accidentellement que l'orientation soit inversée sans que le développement en soit perturbé.

Particularités du développement embryonnaire : Rôle et signification du trophamnios.

La persistance d'une membrane embryonnaire ou trophamnios, enveloppant totalement ou partiellement le premier âge larvaire, a été observée chez un grand nombre d'espèces de Braconides (*Microgasterinae, Meteorinae, Euphorinae, Opiinae*). Selon OGLOBLIN (1924), l'embryon de *P. coccinellae* capte le matériel nutritif et l'oxygène nécessaire à son métabolisme au travers de cette membrane. Au moment de l'éclosion, les cellules de la membrane sont polyédriques et mesurent 16 µ/16 µ. Leur individualisation a lieu à ce moment et elles s'accroissent alors considérablement pour atteindre 200 à 250 µ soit 4000 à 8000 fois leur volume initial. Elles flottent dans l'hémolymphe et ont tendance à se concentrer dans la région postérieure du Coléoptère adulte où elles sont consommées ultérieurement par le parasite. JACKSON (1928-35) a fait aussi une étude sur la séreuse embryonnaire de *Perilitus rutilus* NEES. Ces cellules se développent vraisemblablement aux dépens des réserves adipeuses de l'hôte et atteignent 1 mm de diamètre ; elles sont consommées par le parasite au dernier âge. Elles continuent d'ailleurs à se développer si la larve meurt et peuvent atteindre un volume considérable. SMITH et PETERSON (1951) ont retrouvé le même processus avec *M. vittatae*. Ce phénomène doit se produire également chez d'autres sous-familles d'Hyménoptères ; PAILLOT (1918) a trouvé des cellules présentant ces caractéristiques dans des Aphides.

La disparition du tissu adipeux de l'hôte, concomitante à l'accroissement de ces cellules, les a fait prendre bien souvent pour du tissu adipeux dégénéré (KAUFMANN, 1923 ; SPEYER, 1921-25).

Les différents *Microctonus* observés sur *Ceuthorryhnchus* et *Phyllotreta* présentent les mêmes particularités. Au terme de l'embryogenèse, le parasite reste encore emprisonné dans la séreuse pendant quelques jours. Durant ce délai, la taille de la larve passe de 750 µ à 900-960 µ (600 à 720 µ sans l'appendice caudal), les dimensions des cellules formant la séreuse de 16-22 µ à 22-33 µ. Au moment de l'éclosion, ces cellules perdent leur contour polygonal, prennent une forme de plus en plus sphérique et tendent à se séparer les unes des autres, entraînant la dislocation de la séreuse. Il ne reste de cette membrane que 3 ou 400 cellules éparses dans l'hémolymphe de l'hôte : le trophamnios.

Dès lors, le volume de ces cellules augmente rapidement. D'abord hyalines, elles prennent une coloration blanchâtre pour devenir franchement blanches lorsque leur taille est de 50 µ. Leur diamètre, au moment où la larve parasite achève son développement, oscille entre 120 et 210µ (moyenne : 150 à 180 µ ; fig. 16). Elles ont ainsi multiplié leur volume par 500 à 1 000 depuis l'éclosion du *Microctonus*.

Les organes de l'hôte ne sont pas consommés et celui-ci reste en vie

jusqu'à la sortie du parasite. Au début de son existence, la larve de *Microctonus* se nourrit presque exclusivement d'hémolymphe mais, par la suite et surtout à partir du deuxième âge, l'adipogenèse, jusqu'alors négligeable, devient importante et l'alimentation s'effectue principalement aux dépens des cellules du trophamnios. Leur nombre décroît de plus en plus rapidement et il n'en reste pratiquement plus lorsque la larve de *Microctonus* atteint sa taille maximum. Elle occupe d'ailleurs totalement la cavité générale de l'hôte dont l'abdomen est fortement distendu. Si le parasite meurt en cours de développement, les cellules du trophamnios continuent à s'accroître et leur taille peut atteindre 240 à 390 μ comme nous l'avons constaté chez *Phyllotreta nemorum*.

Au cours de leur vie larvaire, les *Euphorinae* présentent des caractères éthologiques et biologiques très voisins de ceux des *Ophioninae* et des *Diospilinae*. L'hypertrophie des cellules du trophamnios constitue une adaptation particulière aux besoins de croissance du parasite qui sont satisfaits, dans le cas des parasites de larves, par l'enrichissement brutal du sang de l'hôte en éléments figurés par suite du déclenchement des phénomènes d'histolyse prénymphale. Ainsi, *Phyllotreta atra* peut être parasité par une espèce de *Microctonus* dont les œufs ont un développement embryonnaire normal ; mais, après éclosion de la larve du parasite, les cellules de la séreuse sont précocement résorbées. La larve de premier âge atteint sa taille maximum mais, en aucun cas, n'arrive à dépasser ce stade.

Sortie de la larve mûre et nymphose.

La larve, ayant atteint son complet développement, se fraie un passage à travers l'épiderme de l'hôte. En raison de son volume, elle provoque une blessure importante qui est souvent fatale pour le Coléoptère.

Lors de la sortie du parasite au travers de la région anale de *P. brevicollis*, la larve d'Altise perd une goutte de sang, se dessèche et meurt (Kunkel, 1891). *Eleodes* sp. meurt 12 à 24 heures après la sortie d'une cinquantaine de larves de *P. epitricis* (Mac Colloch, 1918). Les adultes de *Psylliodes attenuata* cessent de vivre deux heures après la sortie de *P. bicolor* (Dmitriev, 1936). *M. vittatae* tue également ses hôtes (*Halticinae* : Smith et Peterson, 1951).

La sortie du parasite provoque donc invariablement la mort de son hôte lorsque celui-ci est de petite taille. Par contre, Timberlake (1916) signale qu'*Olla abdominalis* récupère très bien après le départ du parasite. Toutefois, un rétablissement complet ne se produit que chez les individus les plus vigoureux et demande un temps considérable. Une femelle a recommencé à pondre 20 jours après la sortie du parasite. Des individus ont même été parasités une seconde fois. Aucune blessure mortelle n'est infligée aux Coccinellides par la sortie de *P. coccinellae* mais l'hôte est très affaibli

et meurt parce que ses pattes sont prises dans les fils du cocon tissé sous son corps (BALDUF, 1926). DAVIS (1928) a montré que si on libère la Coccinelle et si on la nourrit, elle peut survivre au moins 8 jours.

Quelques heures avant la sortie des larves de *Microctonus*, les Coléoptères inféodés au Colza commencent à présenter un comportement anormal : leur activité est presque nulle, leur locomotion déséquilibrée ; finalement ils restent sur le dos et agitent faiblement les pattes. En raison de son volume relativement important, le parasite provoque une large déchirure des tissus et une hémorragie abondante. L'hôte meurt avant la sortie complète du *Microctonus*. L'ouverture n'est pas pratiquée par les mandibules de la larve mais par des mouvements d'extension répétés qui finissent par provoquer une rupture de l'épiderme au niveau de certaines sutures. La larve introduit sa tête par l'orifice qu'elle agrandit progressivement.

Selon les espèces hôtes, l'orifice de sortie peut se situer à des niveaux variables qui dépendent vraisemblablement de la solidité des sutures intersegmentaires. En général, la sortie se fait dans la région du pygidium mais, chez *Phyllotreta nemorum* L. par exemple, elle s'effectue au travers de la paroi dorsale de l'abdomen. Dans le cas où la larve ne présente pas son orientation normale, elle tente de sortir par la région céphalique. La tête de l'hôte finit par se séparer du corps et la larve se glisse par cet orifice (*C. assimilis* PAYK., *P. chrysocephala* L.).

Il arrive que certains *Euphorinae* tissent leur cocon directement dans les pattes de leur hôte (TULLGREN, 1916 ; DAVIS, 1928). Dans le cas présent, la larve abandonne son hôte et s'insinue dans les interstices du sol où elle file un cocon blanchâtre constitué par une simple enveloppe de fils lâches. Le développement prénymphal et nymphal nécessite de 8 à 15 jours selon la température. C'est un stade très sensible aux facteurs externes ; une dessication passagère ou une trop forte humidité provoquent souvent la mort du parasite.

Cycle biologique.

Microctonus melanopus hiverne sur divers *Ceuthorrhynchus* et plus particulièrement sur *C. assimilis* PAYK. Au moment de la reprise d'activité printanière de l'hôte, les larves du parasite sont en fin de premier âge. Elles achèvent leur développement dans le courant du mois d'avril et de la première quinzaine de mai. La nymphose a lieu dans le courant de ce mois et les adultes de première génération sortent au début de juin.

Ces imagos attaquent les adultes de *Ceuthorrhynchus* alors en période de reproduction. L'activité de ces Hyménoptères est très importante et l'on peut trouver de 40 p. 100 à 50 p. 100 des hôtes parasités. Le développement larvaire est très rapide et de nouveaux adultes apparaissent

dès le début du mois de juillet. Ils parasitent alors, de préférence, les Charançons de première génération mais également les individus de deuxième génération qui viennent de sortir de terre.

La troisième génération (fin juillet, début août) dépose presque exclusivement ses œufs dans des Insectes phytophages de deuxième génération. Ces hôtes, après une brève période d'alimentation, cessent toute activité et se réfugient dans le sol ou sous des débris végétaux. Le parasite reste, pendant ce temps, en arrêt de développement à l'état de larve du premier âge jusqu'à la reprise d'activité printanière du Coléoptère (p. 597).

2° Caractères biologiques des Euphorinae parasites de Phyllotreta sp.

Les espèces s'attaquant aux *Phyllotreta* ont une biologie analogue à celle de *M. melanopus*. Elles présentent toutefois deux particularités importantes : leur seuil thermique de développement est plus bas, aussi leur apparition est-elle plus précoce et le nombre de générations plus élevé ; enfin, elles possèdent un parasite secondaire très actif : *Mesochorus phyllotretae* JOURDHEUIL.

Toutes les espèces d'Altises hébergent, durant l'hiver, des parasites à l'état de larves au premier âge. Les hôtes reprennent leur activité plus précocement que les Ceuthorrhynques et la première génération de *Microctonus*, assez peu nombreuse, apparaît en mai. Elle donne naissance, en juin, à une nouvelle génération. Il n'est pas rare que le taux de parasitisme avoisine alors 100 p. 100 sur certaines espèces de *Phyllotreta*. Une troisième génération de parasites vient renforcer cette action à partir de la fin du mois de juin et au début du mois de juillet.

Par suite de la disparition rapide des hôtes de la première génération et de la multiplication des *Mesochorus*, l'activité parasitaire devient faible durant l'été. Les *Microctonus* peuvent avoir de nouvelles générations sur quelques hôtes bivoltins (type : *Phyllotreta consobrina* et *P. aerea*) ou rester en arrêt de développement jusqu'au printemps suivant, sur les hôtes univoltins alors en diapause (voir p. 598).

3° Caractères biologiques d'un parasite secondaire Mesochorus phyllotretae JOURDHEUIL (Hym., Ichneumonidae).

Des *Mesochorinae* ont été signalés sur des hôtes extrêmement variés (BLUNCK, 1944) néanmoins leurs caractères biologiques sont très mal connus. BLUNCK a fait une étude sommaire du développement de *Mesochorus pectoralis* RATZ. parasite secondaire d'*Apanteles glomeratus* L. dans les chenilles de *Pieris brassicae* L.

L'existence de *Mesochorinae* parasites secondaires d'*Euphorinae*

n'a jamais été établie jusqu'à présent. KAUFMANN (1923) signale un hyperparasite indéterminé dans des *Perilitus* issus de *Phyllotreta*. NEWTON (1931) obtient un *Mesochorus* à partir d'un élevage de diverses espèces de *Phyllotreta* et le soupçonne d'être un hyperparasite.

Nous avons pu observer que *Mesochorus phyllotretae* était un parasite secondaire strict de larves de *Microctonus* (JOURDHEUIL, 1957). Cet Hyménoptère est assez commun et a été obtenu avec des élevages de *Phyllotreta atra* F., *P. nemorum* L., *P. nigripes* F., *P. undulata* KUTSCH., *P. vittula* REDT. ainsi que d'autres Altises vivant aux dépens des Linées : *Aphtona euphorbiae* SCHRANK. et *Longitarsus parvulus* PAYK. Sur certaines espèces, notamment sur *Phyllotreta atra*, il n'est pas rare de trouver, au mois de juillet, la quasi-totalité de la population larvaire de *Microctonus* parasitée par cet *Ichneumonidae*.

Les adultes semblent avoir une capacité de recherche extrêmement développée. Ils découvrent rapidement leurs proies, se jettent sur le dos des Altises, se placent en travers de leur abdomen et introduisent leur oviscapte dans les membranes intersegmentaires. Quoique le dépôt de l'œuf soit extrêmement rapide (quelques secondes), celui-ci est placé avec une surprenante précision. Il est, en effet, obligatoirement introduit à l'intérieur des larves de *Microctonus* qui flottent librement dans la cavité abdominale des *Phyllotreta*. De plus, il est toujours disposé dans la région ventrale des segments prothoraciques (fig. 17 C).

La ponte s'effectue presque exclusivement dans les larves de premier âge. L'œuf qui vient d'être déposé mesure environ 100 μ de diamètre et possède un pédicelle épais, long de 35 μ (fig. 17 A). Au cours du développement embryonnaire, l'œuf s'accroît considérablement pour atteindre 330 à 400 μ. Quand il éclôt, la larve hôte est soit en fin de premier âge, soit au deuxième et parfois au troisième âge (taille de la larve hôte : 1 050 à 2 000 μ).

La larve néonate de *Mesochorus* mesure 450 à 540 μ. Elle ressemble à celle de *Microctonus* ; sa tête, moins chitinisée, est munie de mandibules falciformes extrêmement longues ; l'abdomen est légèrement caudé (fig. 17 D). Elle reste très longtemps emprisonnée dans ses enveloppes embryonnaires. Lorsque la larve parasite primaire mue au deuxième âge, certains parasites secondaires sont à l'état larvaire et mesurent déjà 750 μ, d'autres sont encore à l'état d'œuf non embryonné. La croissance du *Mesochorus* est extrêmement lente pendant la vie larvaire du *Microtonus*. Au moment où ce dernier quitte son hôte phytophage, des régulations physiologiques dont nous parlerons au chapitre V ont provoqué une homogénéisation de la taille des larves de parasites secondaires qui mesurent de 990 à 1 050 μ.

Les *Mesochorus* se libèrent alors de leur enveloppe embryonnaire et entreprennent un développement extrêmement rapide. En effet,

pendant la période nécessaire au parasite primaire pour former son cocon et se nymphoser (3 à 4 jours à 20°), le parasite secondaire effectue la totalité de son développement larvaire. Lorsqu'il atteint sa taille maximum (1 800 μ), il a complètement consommé les tissus de l'hôte par un processus analogue à celui observé chez *Thersilochus*. Il effectue alors, en 7 à 8 jours à 20°, son développement prénymphal et nymphal dans le cocon de sa victime et apparaît avec quelques jours de retard

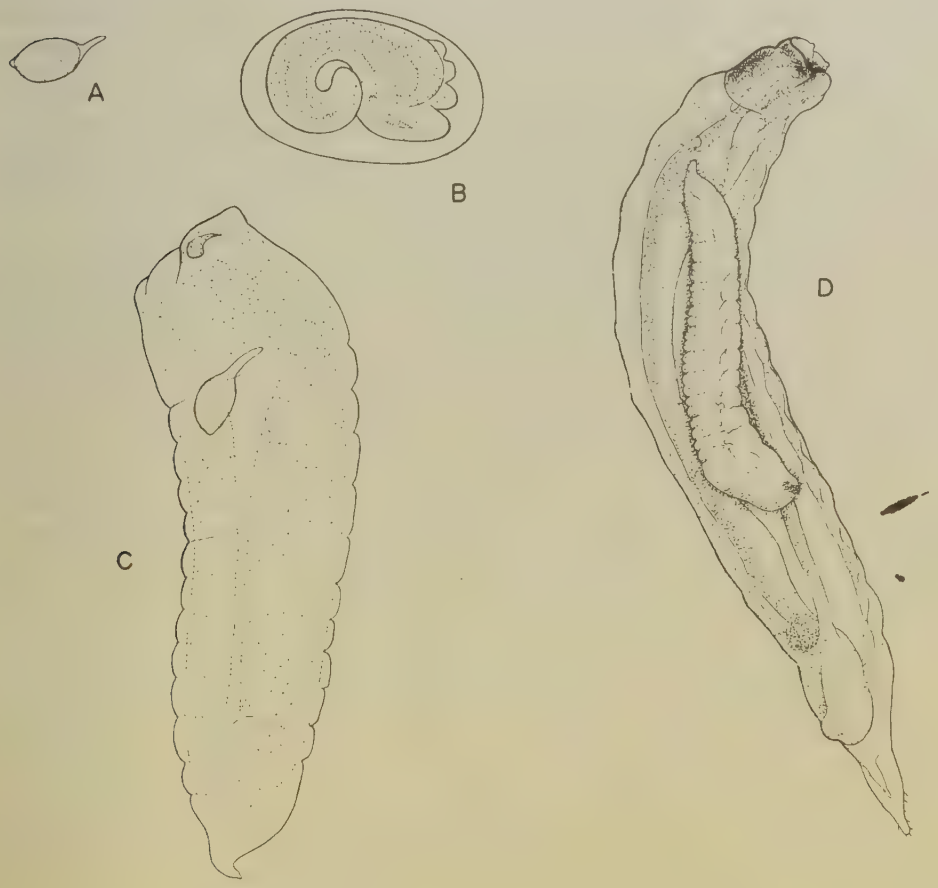

FIG. 17. — Développement de *Mesochorus phyllotretae* JOURDHEUIL ; A : œuf fraîchement pondu ; B : embryon ; C : position de l'œuf dans une jeune larve de *Microctonus* sp., D : position de la larve dans une larve plus développée (1380 μ) de *Microctonus* sp.

sur les *Microctonus* non parasités. Ceux-ci ont eu le temps de pondre et les premiers œufs déposés sont prêts à éclore.

Il existe ainsi, grâce à diverses régulations physiologiques, un synchronisme très étroit entre le cycle du parasite primaire et celui du parasite secondaire. Le voltinisme du *Mesochorus* est identique à celui des *Euphorinae*. L'Insecte hiverne à l'état de larve au premier âge à l'intérieur des *Microctonus* qui sont au même stade. La première génération apparaît en mai, la deuxième en juin, la troisième en juillet. Le taux

de parasitisme s'accroît progressivement jusqu'à avoisiner, chaque année, 100 p. 100 sur certains hôtes. De nouvelles générations estivales se maintiennent difficilement sur certaines espèces bivoltines de *Phyllotreta*.

D. — CONCLUSIONS

Toutes les espèces étudiées sont des parasites solitaires qui se développent dans la cavité générale de leur hôte. Ces Hyménoptères ont un sex ratio normal, généralement voisin de un. Leur parthénogenèse est arrhénotoque. Les particularités climatiques annuelles ne modifient pas leur voltinisme.

Les *Diospilinae* sont des parasites larvaires polyvoltins. En raison du caractère saisonnier de la période d'apparition des Insectes phytophages, ces Hyménoptères effectuent des alternances cycliques d'hôtes. Leur fécondité potentielle est très élevée.

Les *Ophioninae* ont une fécondité moins élevée que les *Diospilinae*. Quelques espèces du genre *Aneuclis* ont un cycle analogue aux *Diospilinae*. Les genres *Thersilochus*, *Isurgus* sont, par contre, strictement univoltins et manifestent un arrêt de développement de 8 à 10 mois au stade imaginal. Leur spécificité est très étroite puisqu'à chaque espèce parasite n'est associée qu'une seule espèce hôte. Tous sont des parasites larvaires.

Contrairement aux deux autres sous-familles, les *Euphorinae* ne s'attaquent qu'aux adultes. Ils manifestent une assez grande polyphagie. Leur fécondité est assez faible et leur capacité de recherche et leur comportement de ponte ne facilitent pas le dépôt des œufs. De plus, ils peuvent être attaqués par des parasites secondaires (*Mesochorinae*).

Les diverses espèces d'une même sous-famille présentent des caractères biologiques très voisins. On constate, néanmoins, des écarts considérables d'activité parasitaire. Ces particularités laissent supposer que de faibles variations dans le jeu des interactions entre le parasite et le climat, l'hôte, le végétal ou les autres parasites peuvent modifier considérablement l'abondance et la répartition des espèces.

Quoique appartenant à des groupes possédant des caractères systématiques très différents, ces Insectes présentent, aux stades immatures, des mœurs très voisines. La larve au premier âge se distingue non seulement par ses caractères morphologiques mais aussi par des caractères biologiques et physiologiques très particuliers. Elle effectue fréquemment, à un stade donné de son développement, des déplacements dans le corps de l'hôte aboutissant à une orientation et une localisation très précises. Elle se nourrit principalement d'hémolymphe. Sa croissance est relativement lente et la durée de cet âge, assez variable, semble déterminée par des ajustements sur le plan physiologique entre l'hôte et le parasite ; nous en reparlerons ultérieurement (chapitre V). C'est un âge extrême-

ment malléable, capable de supporter les variations d'activité métabolitique considérables de l'hôte. Son achèvement coïncide avec l'apparition d'un stade déterminé de l'évolution morphologique et physiologique de l'Insecte phytophage. Par la suite, la vitesse de développement larvaire est essentiellement fonction de la température.

Aux âges intermédiaires, la larve, totalement indifférenciée, est adaptée à une prise d'alimentation rapide qui doit l'amener dans des délais très brefs à un volume voisin de celui de son hôte. Le parasite n'a jamais recours à une alimentation directe aux dépens des tissus organisés de sa proie mais se nourrit principalement d'éléments figurés du sang. Ses besoins augmentent en fonction exponentielle du temps et il arrive un moment où ils ne peuvent être couverts par le métabolisme normal et les réserves de l'hôte. Pour que l'association se maintienne, il se produit, dans le cas des parasites larvaires, une synchronisation étroite entre leur développement larvaire et l'apparition des phénomènes d'histolyse prénymphale du Coléoptère qui déterminent un enrichissement brutal du sang en éléments figurés. Cette synchronisation est réalisée grâce aux interactions physiologiques entre le développement de la larve parasite au premier âge et celui de son hôte. Notons que cette prise d'alimentation est complétée par le rejet d'une salive qui semble avoir une forte activité enzymatique et qui permet au parasite d'utiliser la totalité des organes non chitinisés. Dans le cas de parasites imaginaux, il y a déviation du métabolisme et épuisement des réserves adipeuses du Coléoptère au profit d'une rapide hypertrophie des cellules de la séreuse embryonnaire dont le parasite se nourrit.

Au dernier âge du parasite, il apparaît des caractères morphologiques et physiologiques qui vont permettre à l'Insecte de sortir rapidement de l'hôte, de s'adapter à la vie externe et de confectionner son cocon. La larve est alors du type hyménoptériforme ; les mandibules sont fortement chitinisées ; la filière et les organes sensoriels très développés ; l'épiderme se garnit de spicules et de macrotriches ; le réseau trachéen devient fonctionnel, la musculature et les glandes séricigènes se sont considérablement développées. La prise d'alimentation à cet âge est, par contre, pratiquement nulle.

III. — INFLUENCE DES FACTEURS CLIMATIQUES SUR L'ARRÊT D'ACTIVITÉ IMAGINAL DES THERSILOCHINA

Les facteurs climatiques jouent un rôle important, non seulement par leur influence directe sur le parasite, mais encore par leur action indirecte : ils modifient, en effet, l'abondance, la répartition spatiale et chronologique des végétaux et des Insectes phytophages. Nous aurons

l'occasion de parler de cet aspect dans les chapitres ultérieurs ayant trait aux facteurs biotiques.

L'action directe du climat peut s'exercer de façon extrêmement variée et sur différents stades. Nous nous sommes plus particulièrement intéressé ici à son influence sur la reprise d'activité des *Thersilochina*. Les diverses espèces de cette sous-tribu, à l'exception du genre *Ancylis*, sont strictement univoltines : les adultes restent en arrêt d'activité dans leur cocon pendant huit à dix mois. Or, la date et l'échelonnement des sorties de chaque espèce entomophage présentent des corrélations plus ou moins étroites avec la date d'apparition et la durée des stades sensibles de leur hôte.

A. — ÉTUDE DE L'ARRÊT D'ACTIVITÉ IMAGINAL DE THERSILOCHUS MELANOGASTER THOMS.

Nous avons vu antérieurement (p. 33) que la nymphose de *Thersilochus melanogaster* se termine entre le 30 juin et le 15 juillet. L'adulte est alors parfaitement constitué : sa pigmentation est normale et ses ailes déployées. Il s'est libéré de l'exuvie nymphale qui ne coiffe plus que la région pygidiale.

1° Caractères biologiques et physiologiques.

Si l'on extrait l'Insecte de son cocon peu après sa mue imaginale, il manifeste une certaine activité et peut notamment se déplacer. Dans les jours qui suivent, cette mobilité a tendance à diminuer et se limite à des mouvements lents des pattes et des antennes sous l'action de fortes excitations mécaniques.

Au moment de la mue imaginale, l'abdomen, fortement distendu, présente une couleur blanchâtre ; celle-ci est due à la présence d'un tissu adipeux abondant, visible au travers des épipleures. Ce tissu est formé de cellules hyalines, à contour diffus, d'environ 50 μ de diamètre, remplies d'inclusions lipidiques mesurant 10 à 12 μ. Celles-ci distendent les parois cellulaires qui ont un aspect bosselé. Ces cellules sont en général disposées en une assise unique entourant une grosse cellule ovoïde, de 50 à 110 μ, voire même 180 μ de diamètre, chargée d'urates et de couleur blanc nacré. De nombreux lobules plus ou moins coalescents envahissent toute la cavité abdominale.

Immédiatement après son éclosion, l'adulte rejette, sous forme d'un cylindre brunâtre, le bouchon méconial dans l'exuvie nymphale. Il commence, aussitôt après, à excréter les urates ; ceux-ci sont expulsés sous forme d'un long chapelet blanchâtre qui s'accumule également dans la dépouille nymphale. Cette période d'« épuration physiologique » est très

courte et n'excède pas une dizaine de jours à 20°. Le volume abdominal s'est alors sensiblement réduit ; les cellules à urates ont disparu et les cellules adipeuses, plus turgescentes, ont un contour régulier.

Il y a peu de modifications durant l'été. A l'automne, l'Insecte qui s'est complètement dégagé de l'exuvie nymphale, manifeste une activité de plus en plus grande. Les mouvements des antennes et des pattes antérieures puis des pattes postérieures deviennent plus rapides. A partir du mois de décembre, l'activité locomotrice devient coordonnée. Elle sera parfaitement normale durant l'hiver. A cette saison, le volume abdominal aura encore sérieusement diminué par suite de l'utilisation progressive des réserves adipeuses.

2° Action de la température sur la reprise d'activité.

Durant l'automne et l'hiver 1954-1955, nous avons prélevé périodiquement à l'extérieur des cocons que nous avons élevés ensuite à différentes températures.

Tableau II

Pourcentage d'éclosion chez des adultes en diapause dans leur milieu naturel et placés, à des dates échelonnées, à différentes températures constantes (*Th. melanogaster*, 1954-1955).

Date de récolte	Pourcentage d'éclosion à différentes températures d'élevage			
	20°	16°	13°	10°
20/10	0			100
10/12	37,5	65	92	100
20/1	80	100	100	100

Une simple élévation de température ne permet pas une reprise d'activité immédiate des Insectes. Les sorties n'ont lieu qu'après un délai d'autant plus long que la température d'élevage est moins élevée et la récolte plus précoce. Au-dessus d'une certaine température de l'ordre de 13°, on ne peut obtenir d'éclosion qu'après un séjour prolongé à l'extérieur. Le pourcentage d'éclosion augmente en raison directe du temps de séjour au froid et en raison inverse de la température d'élevage. Ces caractères écologiques laissent supposer qu'il s'agit d'une vraie diapause dont l'élimination semble, au moins partiellement, contrôlée par la température. Des essais plus méthodiques ont été réalisés en 1955-56 et en 1956-57 et nous avons étudié à la fois le pourcentage d'éclosion et les délais de sortie (tableau III).

Les résultats obtenus permettent de distinguer, dans le déroulement de la diapause, deux phases successives au cours desquelles l'action de la température est totalement différente. A partir de la fin du mois

de décembre, on peut obtenir 100 p. 100 d'éclosions quelle que soit la température d'élevage mais les Insectes ne reprennent pas immédiatement leur activité. Celle-ci exige un délai qui est fonction de la température ambiante. Nous appellerons cette période : phase de « réactivation ». Si l'on prend comme unité le coefficient d'action d'une température de 10° $\left(K10^{\circ} = \frac{1}{\text{délai de sortie à } 10^{\circ}} \right)$, K5° varie de 0,43 à 0,65 avec une moyenne de 0,56, K15° oscille de 1,6 à 2,1 avec une moyenne de 1,8, K20° est plus hétérogène : 2,35 à 3,9 avec une moyenne de 3,1. Si l'on se base sur les moyennes, nous avons Log. $K_t = 0{,}50 + 0{,}05\ t$ (t étant la température en degrés centigrades). D'où l'on tire $K_t = e^{A(1+0{,}1t)}$, A étant une constante.

Tableau III

Délai d'éclosion en jours (E : minimum et maximum ; M : moyenne) et pourcentage (P) d'éclosion issues des adultes en diapause dans leur milieu naturel et placés à différentes températures constantes. (Th. melanogaster, 1955-56 *et* 1956-57*).*

Températures (°C)		Dates de récolte 1955-56						
		20/7	20/8	20/9	20/12	13/1	20/2	14/3
5°	E	199-219	174-211	160-179	76-94	47-63	13-24	9-16
	M	210	186	169,1	84	54,6	19	13
	P	100	100	100	100	100	100	100
10°	E	142-151	124-143	109-142	50-63	23-24	7-12	5-9
	M	146	133	127,5	54,6	23,5	10	7
	P	100	100	100	100	100	100	100
15°	E	∞	∞	201/∞	24-39/∞	9-14	4-7	3-5
	M				31,7/∞	11,5	5,3	4,0
	P			10	80	100	100	100
20°	E	∞	∞	∞	19-20/∞	5-7	3,5-4,5	2-4
	M				19,5/∞	6	4	2,5
	P				20	100	100	100
		Dates de récolte 1956-57						
		28/7	4/9	4/10	4/11	30/11	29/12	5/2
5°	E	164-192	144-170	134-162	108-126	61-96	33-46	14-22
	M	178,2	157,3	144,1	113	82,4	41	17,5
	P	100	100	100	100	100	100	100
10°	E	126-151	125-140	95-120	72-89	43-62	19-26	6-14
	M	136,8	131,1	108,4	78,1	52,5	22,7	9,4
	P	100	100	100	100	100	100	100
15°	E	∞	∞	∞	∞	26-40/∞	9-12	3-6
	M					33,3/∞	10,3	4,6
	P					40	100	100
20°	E	∞	∞	∞	∞	∞	6-9	2-4
	M						7	2,7
	P						100	100

Ainsi la phase de « réactivation » possède les caractéristiques thermiques d'une croissance. Sa durée varie en fonction exponentielle de la température. Dans les limites thermiques correspondant aux conditions régnant à cette saison (0 à 10°), la courbe de développement peut être assimilée avec une certaine approximation à une fonction hyperbolique ce qui revient à dire que la vitesse de développement est proportionnelle à la température. En prenant zéro degré comme seuil thermique théorique de développement, il faudrait, à partir de la fin du mois de décembre, une

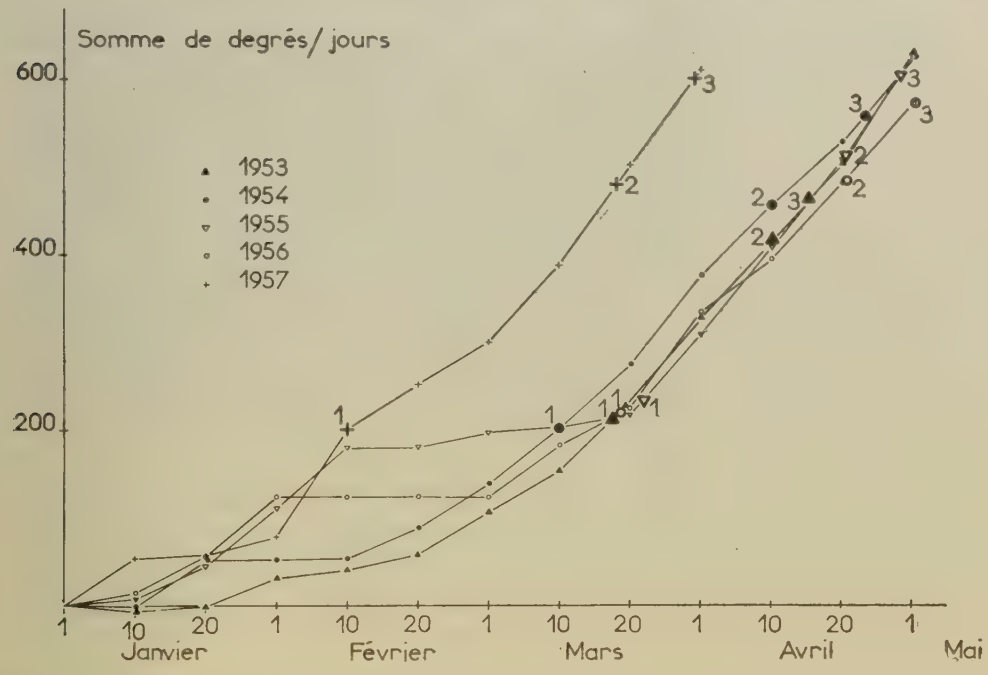

FIG. 18. — Corrélation entre la date d'apparition de *Th. melanogaster* (1), *Th. fulvipes* (2) et *Th. tripartitus* (3) et la somme de degrés-jours calculée à partir du premier janvier de chaque année.

somme minimum de 200 à 220 degrés-jours pour obtenir l'achèvement de la phase de « réactivation » et la sortie des premiers adultes.

Dans la région parisienne, les caractéristiques thermiques de l'hiver sont assez variables d'une année à l'autre et cette somme de degrés-jours peut être atteinte, soit dès le début du mois de février, soit à la fin du mois de mars. Nous avons essayé de calculer cette donnée pour les années 1954 à 1957. Les résultats coïncident assez exactement avec les observations sur les premières sorties de *Thersilochus melanogaster* THOMS. (fig. 18).

En ce qui concerne la diapause proprement dite, les résultats montrent qu'elle ne peut être complètement éliminée qu'après un séjour prolongé à une température égale ou inférieure à 10°. L'existence de températures élevées durant l'été ne permet pas une réduction appréciable des délais d'éclosion. C'est principalement au cours des mois d'octobre, novembre et décembre, c'est-à-dire lorsque la température oscille entre 0 et

10°, que l'élimination de la diapause se poursuit rapidement. Les particularités climatiques annuelles ne semblent pas modifier sensiblement les délais nécessaires à l'achèvement de cette phase de l'arrêt d'activité.

B. — ÉTUDE DE LA DIAPAUSE DE QUELQUES AUTRES THERSILOCHINA.

1° Cas de Thersilochus fulvipes et de Th. tripartitus.

Ces deux Hyménoptères parasitent respectivement les larves de *C. napi* Gyll. et de *C. quadridens* Panz. Celles-ci achèvent de se développer à une époque où les larves de *P. chrysocephala* L. ont gagné le sol depuis un mois. Ainsi, en 1954, *P. chrysocephala* s'est nymphosé fin avril, début mai, *C. napi* fin mai et *C. quadridens* début juin. Mais à cette saison, caractérisée par une augmentation progressive de la température, un stade de développement donné (chez des espèces dont les lois de croissance en fonction de la température sont très voisines) est d'autant plus bref que l'Insecte atteint ce stade à une époque plus tardive ; en définitive il n'y a que quinze jours d'écart entre les périodes correspondant à la fin de la nymphose chez *Th. fulvipes* et *Th. tripartitus* d'une part et chez *Th. melanogaster* d'autre part.

Ces Hyménoptères vont donc subir, en état de diapause, des conditions thermiques identiques à celles rencontrées par l'espèce précédente. En 1955-56, nous avons effectué des récoltes périodiques à l'extérieur au cours de l'automne et placé les cocons à différentes températures constantes.

Tableau IV

Délais d'éclosion en jours chez des adultes en diapause dans leur milieu naturel et placés, à des dates échelonnées, à différentes températures constantes (Th. fulvipes, 1955-56).

Date de récolte	Délais d'éclosion à la température d'élevage (jours)	
	10°	20°
20/12	73-87-100	35-41-48 (1)
23/1	45-52-57	21-22-23
20/2		14-17-20
16/3	35-42-50	10-12-13
29/3		7-10-12

(1) Dans ce lot 20 % des individus sont restés en diapause.

Ces essais ont été répétés de façon plus méthodique en 1956-57. Le tableau V montre les résultats obtenus pour chacune des espèces.

TABLEAU V. — *Délais d'éclosion en jours (E : minimum et maximum ; M : moyenne) et pourcentage d'éclosion (P) chez des adultes en diapause dans leur milieu naturel et placés, à des dates échelonnées, à différentes températures constantes.*

T°C		*Th. tulipae* . Dates de récolte 1956-57								
		28/7	4/9	4/10	4/11	30/11	29/12	5/2	1/3	18/3
5°	E	216-246	191-238	205-213	177-214	139-168	104-119	84-105	45-98	11-39
	M	236	211	208	196	147	112	94,4	76	21,5
	P	100	100	100	100	100	100	100	100	100
10°	E	173-190	151-168	144-153	126-132	74-101	58-77	43-64	18-43	9-22
	M	180,5	159,7	149	128,3	90	68,5	53	33,4	13,6
	P	100	100	100	100	100	100	100	100	100
15°	E	?	?	?	96-142	66-87	31-40	20-26	10-20	4-12
	M				114	79	37	23,2	15	7,8
	P	0	0	0	80	100	100	100	100	100
20°	E	?	?	?	?	43/?	25-37/?	13-22	7-12	2-6
	M						31,3/?	17,6	8,7	4
	P	0	0	0	0	20	60	100	100	100

T°C		*Th. tripartitus* : Dates de récolte 1956-57								
		28/7	4/9	4/10	4/11	30/11	29/12	5/2	1/3	18/3
5°	E	321-365		208-243	173-248	161-238	158-212	83-175	77-151	60-158
	M	334		220,5	212	201	185	132	114	125
	P	100		100	100	100	100	100	100	100
10°	E	190-236	189-218	152-179	107-146	94-123	73-102	43-77	25-63	23-60
	M	211	197	169	122	104	81	73	41	40,7
	P	100	100	100	100	100	100	100	100	100
15°	E	?	?	?	102/?	71/?	48-70	37-52	14-22	9-14
	M						57,5	42	17	11,7
	P	0	0	0	10	10	100	100	100	100
20°	E	?	?	?	?	?	?	15-26	7-18	6-15
	M							19	12,5	9,6
	P	0	0	0	0	0	0	100	100	100

Chez *Th. fulvipes* et *Th. tripartitus*, la diapause présente des caractères très voisins de celle de *Th. melanogaster* THOMS. Elle évolue très peu au cours de l'été. Son élimination nécessite l'action d'une température inférieure ou égale à 10° et se produit, ici aussi, au cours de l'automne. A la diapause proprement dite, succède une phase de « réactivation » qui présente les caractéristiques thermiques d'une croissance. Toutefois son achèvement exige une somme de degrés-jours beaucoup plus élevée que dans le cas de *Th. melanogaster*, de l'ordre de 450 à 500 degrés-jours pour *Th. fulvipes* et de 600 degrés-jours au moins pour *Th. tripartitus*.

Ces particularités physiologiques expliquent à la fois la sortie relativement tardive de ces deux espèces par rapport à *Th. melanogaster* et le décalage entre les dates d'apparition respective de chacune d'entre elles. Ces résultats sont en parfait accord avec nos observations concernant les premières captures de ces deux espèces dans les conditions naturelles (fig. 18).

2° Cas d'Isurgus morionellus HOLMGR. et d'I. heterocerus THOMS.

Nous avons répété les mêmes essais sur un lot d'*I. morionellus* issus de larves de Méligèthes qui avaient terminé leur développement larvaire entre le 24 mai et le 1er juin 1956 (tableau VI). Les Hyménoptères qui s'étaient transformés en adultes dans le courant du mois d'août, ont réagi de la même façon que les autres *Thersilochina* à l'influence de la température. Etant donné la sensibilité de l'espèce à diverses conditions de milieu, sensibilité qui se traduit, non seulement au laboratoire mais aussi dans les conditions naturelles, par une très forte mortalité au stade adulte, il nous a été impossible de préciser l'influence des conditions thermiques d'élevage sur le pourcentage de sortie.

TABLEAU VI

Délais d'éclosion en jours (E : maximum et minimun ; M : moyenne) chez des adultes en diapause dans leur milieu naturel et placés, à des dates échelonnées, à différentes températures constantes (I. morionellus, 1956-57).

T°C		Dates de récolte								
		25/9	4/11	30/11	4/1	5/2	1/3	18/3	2/4	29/4
5°	E	316	295–29	243–246	207–230	207	127–180	140	120	
	M		296	244,5	219		153,5			
10°	E	193–211	150–176	105–151	91–99	81–100	54–96	53–60	38–41	9–21
	M	202	168,7	135,4	94,5	91,25	80,5	56,4	39,4	15,3
15	E	∞	89–124	67–84	50–66	36–44	30–38	14,26	11–27	5–12
	M		104,5	75	55	41	32,5	22	19,2	7,2
20	E	∞	∞	31/∞	27–28/∞	26/∞	24–25	12–17	8–15	2–5
	M				27,5	26	24,5	14,5	11,5	3,5

Nous avons constaté que les Insectes placés à 5° parvenaient très rarement au terme de leur développement. Cette espèce semble avoir un seuil de développement légèrement plus élevé que les autres *Thersilochina*. Notons enfin une autre particularité d'*I. morionellus* : certains Insectes n'ont pas encore atteint la phase de « réactivation » dans le courant du mois de février alors que d'autres peuvent éclore à 20° dès la fin du mois de novembre.

I. morionellus et *I. heterocerus* font preuve d'une activité parasitaire beaucoup plus étalée dans le temps que celle des autres *Ophioninae* ; les adultes sont effectivement capturés de la fin du mois d'avril jusqu'au mois de juillet (fig. 5) ; ils s'attaquent d'ailleurs à un hôte dont la population larvaire peut rester importante pendant plusieurs mois (20 avril à juillet).

Pour étudier s'il y avait éventuellement une corrélation entre les périodes correspondant au développement larvaire de l'hôte et à la sortie de son parasite l'année suivante, nous avons procédé de la façon suivante : des semis de Colza ont été faits à des dates échelonnées à l'automne et au printemps de façon à avoir des Crucifères en fleurs pendant une très longue période (avril à août). Une fois par semaine, nous avons récolté, au hasard, un nombre constant d'inflorescences (20) et nous avons laissé s'enterrer les larves de Méligèthes parvenues au terme de leur développement dans des pots suivant la méthode exposée précédemment (p. 461). L'année suivante, nous avons noté les dates de sortie d'*I. morionellus* et *I. heterocerus*. Ces essais ont été effectués durant trois années sucessives (1954-1955-1956).

Très schématiquement, disons qu'il existe trois périodes de récolte, de durées très inégales d'ailleurs, auxquelles correspondent trois séries d'apparition d'Hyménoptères plus ou moins précoces et plus ou moins échelonnées.

1° Larves récoltées en mai : l'année suivante, les parasites reprennent leur activité, à quelques jours d'intervalle, au cours de la première quinzaine du mois de mai.

2° Larves récoltées pendant la première semaine de juin : comme précédemment, on observe, dès la première semaine de mai, l'apparition des Insectes les plus précoces, mais les sorties ultérieures sont très échelonnées et se poursuivent jusqu'au début du mois de juin.

3° Larves récoltées du 10 au 30 juin : la durée de la période au cours de laquelle les *Isurgus* apparaissent tend à diminuer. Ce phénomène est lié au fait que, d'une part, les premières sorties ont lieu à des dates de plus en plus tardives et que, d'autre part, les individus qui ne sont pas sortis fin juin restent en diapause. Ces derniers ne constituent qu'une fraction infime de la population totale (1 à 4 p. 100) et meurent au cours de l'été.

Il existe donc, effectivement, une certaine corrélation entre la date de récolte des hôtes parasités et celle à laquelle apparaissent les parasites adultes, mais la nature de cette corrélation est assez particulière. Comparons les résultats pour chacune des trois périodes de récolte. Pour la première et la dernière, l'écart existant entre les dates moyennes de sortie

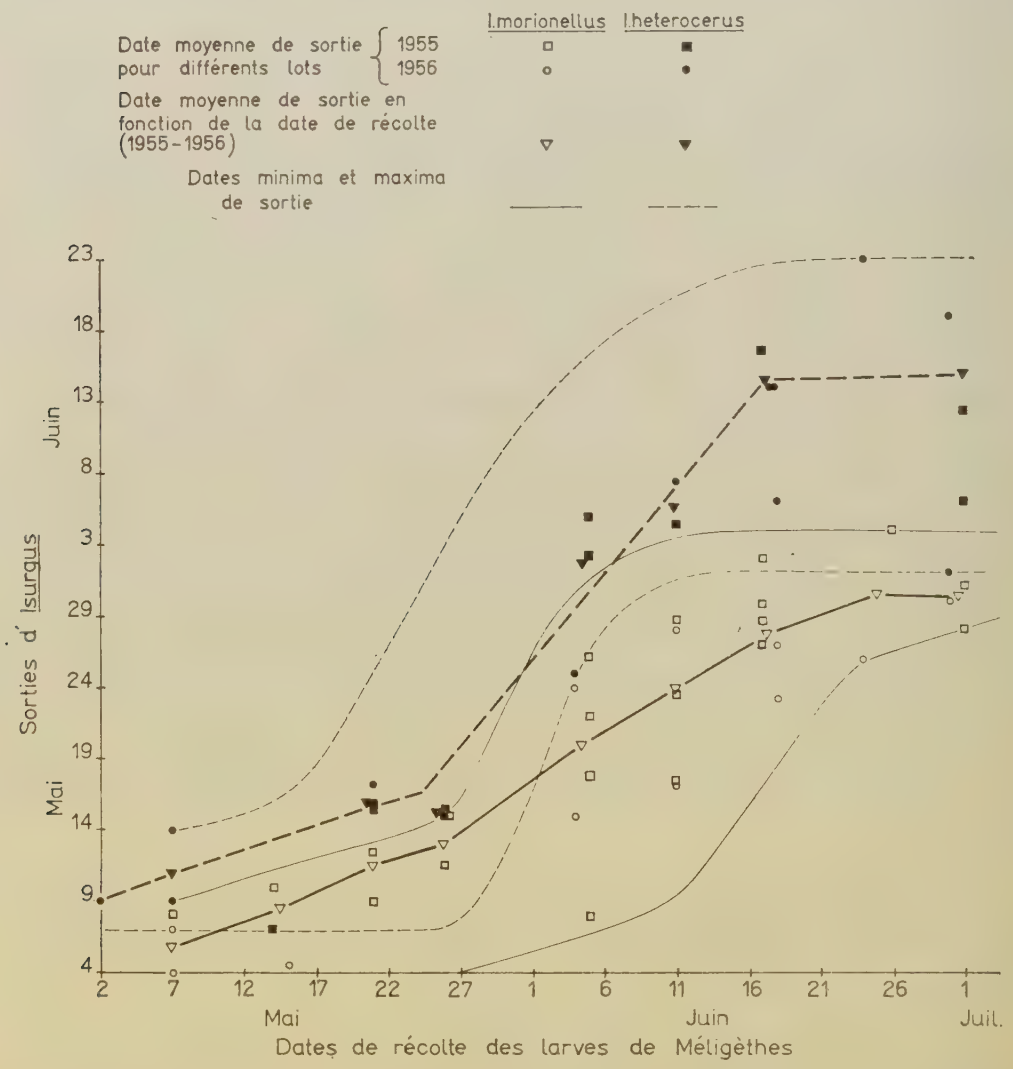

FIG. 19. — Relation entre la date de récolte des larves de Méligèthes et la date de sortie, l'année suivante, de leurs parasites *Isurgus morionellus* et *I. heterocerus*. (Insectes conservés dans leur milieu naturel.)

des *Isurgus* pour deux récoltes consécutives (1 à 2 jours) est inférieure à l'intervalle existant entre deux récoltes (une semaine) : le temps passé par les parasites adultes dans leur cocon est d'autant plus court que la mue imaginale est plus tardive. Pour la période intermédiaire, en revanche, nous assistons au phénomène inverse ; l'écart des dates moyennes de sortie est plus grand que celui des dates de récolte : le temps pendant lequel les

Insectes restent inactifs est d'autant plus long que leur mue imaginale est plus tardive. La courbe exprimant, pour une espèce donnée, la relation qui existe entre les dates de récolte et les dates moyennes de sortie s'apparente donc à une sigmoïde (fig. 19).

Les deux espèces n'ont d'ailleurs pas exactement les mêmes réactions. Un écart de 60 jours dans les dates de récolte (1er mai et 1er juillet) provoque un décalage de 20 à 25 jours dans des dates moyennes de sortie

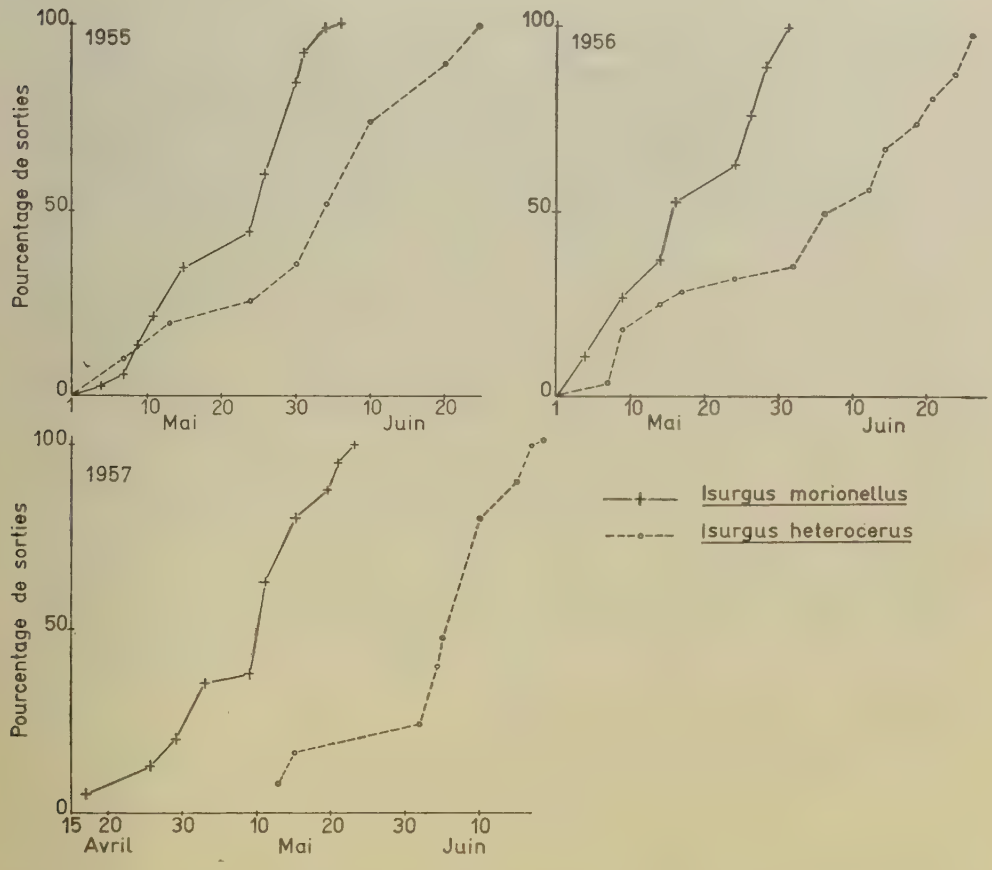

FIG. 20. — Courbes cumulatives des sorties de diapause pour des *Isurgus morionellus et* des *I. heterocerus* issus de larves de Méligèthes récoltées au cours de l'année précédente sur diverses Crucifères oléagineuses et conservées dans leur milieu naturel.

pour *I. morionellus* et de 40 à 45 jours pour *I. heterocerus*. Les adultes appartenant à la première espèce reprennent leur activité entre le premier mai et le début du mois de juin (1955 et 1956), tandis que les éclosions d'*I. heterocerus* se prolongent jusqu'à la fin de ce mois. Si l'on considère, pour l'ensemble des différentes récoltes effectuées de fin avril à juillet, l'importance des sorties d'*Isurgus* en fonction du temps, on constate qu'il y a, en moyenne, un décalage d'une quinzaine de jours entre l'apparition des deux espèces (fig. 20). *I. morionellus* fera preuve d'une activité parasitaire impor-

tante sur les Crucifères à floraison précoce, tandis que *I. heterocerus* ne sera abondant que sur les Crucifères à floraison tardive. Cette particularité explique pourquoi *I. heterocerus* est pratiquement absent des zones où l'on cultive exclusivement des variétés de Colza d'hiver.

C. — INFLUENCE DES FACTEURS THERMIQUES SUR L'ÉLIMINATION DE LA DIAPAUSE

1° Historique.

C'est principalement sur les diapauses embryonnaires qu'il a été étudié l'influence des conditions thermiques. Les travaux les plus complets ont été effectués par ANDREWARTHA (1943), MUROGOA (1951) et LE BERRE (1951, 1953). Ces auteurs arrivent à des conclusions sensiblement identiques. L'application d'une température élevée sur l'œuf fraîchement pondu permet à celui-ci d'atteindre rapidement un développement morphologique et physiologique à partir duquel la diapause s'élimine beaucoup plus facilement. Si on laisse ensuite les Insectes à de hautes températures, le développement devient extrêmement lent ou atypique et les œufs n'éclosent pas. Par contre, si on les place temporairement à une basse température, ceux-ci peuvent ensuite achever très rapidement leur développement. Le temps nécessaire à la cessation de la diapause dépend alors essentiellement de la température ambiante. Les conditions les plus favorables (5°-10°C) se situent nettement au-dessous du seuil de développement morphologique ; plus on s'éloigne de cet optimum, plus la durée du séjour à basse température doit être prolongée. Ces résultats montrent qu'il se produit alors un véritable développement physiologique, qu'ANDREWARTHA a qualifié de « diapause development ».

D'autres travaux, plus fractionnaires, portant sur des diapauses embryonnaires, larvaires, nymphales et, plus accidentellement, imaginales ont montré que la gamme des températures favorables à ce développement pouvait être essentiellement variable. Parfois des températures élevées (20° à 35°) sont plus efficaces que des températures basses : PARKER (1930), MATTHEE (1951), KUWANA (1951), SMITH et LANGSTON (1953), de WILDE (1954). Des froids accusés (— 10° et même — 20°) s'avèrent préférables dans certains cas : PREBBLE (1941), DANILYEWSKY (1949). Ce dernier auteur a montré que, chez certains Lépidoptères, il existe une corrélation étroite entre l'optimum thermique du développement de diapause et les conditions climatiques régnant dans l'aire de distribution géographique. Ces divers résultats montrent que les températures favorables à l'élimination de la diapause ne se trouvent pas obligatoirement au-dessus ou au-dessous du zéro de développement morphologique de l'Insecte. Certaines diapauses peuvent d'ailleurs être éliminées à des températures très diffé-

rentes : 0-25° (Schneider, 1948) ; 8-27°C. (Browning 1952). Lees (1955) a d'ailleurs fait sur ce sujet une analyse bibliographique très complète.

On manque actuellement d'expérimentations détaillées dans des domaines autres que les diapauses embryonnaires. Les auteurs ne précisent pas suffisamment les critères qu'ils utilisent pour déterminer le début et la fin de l'état de diapause. Ils travaillent à des températures constantes ce qui ne permet pas d'avoir une idée précise du rôle des facteurs thermiques dont l'action varie au cours de la diapause. Ils étudient uniquement le pourcentage d'Insectes réactivés sans tenir compte des délais nécessaires à la reprise du développement ou de l'état physiologique des Insectes avant et après le traitement réactivant.

Cependant, les très intéressantes recherches de Williams (1956) sur la diapause nymphale de *Cecropia* échappent aux critiques que nous venons de faire. Dans un mémoire récent (1956), cet auteur mentionne qu'après un refroidissement suffisamment prolongé à une température voisine du zéro de développement (16 semaines à 5°C), il écourte considérablement, mais sans les supprimer, les délais nécessaires à la reprise de la croissance à une plus haute température. Ces délais varient alors sensiblement en fonction exponentielle de la température réactivante. Williams étudie ensuite l'effet d'un séjour initial de durée plus courte ou plus longue à basse température (5° C) sur la précocité de la reprise du développement morphologique lorsque les nymphes sont ensuite placées à 25°C. Si le passage au froid est très court, il ne constate aucune diminution de l'intensité de la diapause et parfois même un renforcement de celle-ci. Si le séjour est légèrement inférieur à 16 semaines, il y a alors réponse « par tout ou rien » : une partie des pupes reste très longtemps en diapause ; les autres reprennent leur développement au bout de quelques jours. Lorsque le refroidissement est prolongé au-delà de 16 semaines, Williams ne constate plus aucune réduction notable dans les délais de reprise de développement.

Sur des pupes de même origine, cet auteur étudie l'influence de diverses températures initiales s'échelonnant entre 2°5 et 30° sur les délais de réactivation à 25°. Il trouve toujours les mêmes réactions bimodales conditionnées par la durée du traitement. Il rapproche ces résultats de constatations physiologiques antérieures et attribue ces particularités à une brusque reprise du fonctionnement endocrinien du cerveau lorsque le séjour à une température initiale donnée a atteint une certaine durée. Selon Williams, la pupe présente successivement deux états physiologiques stables : un état à « réponse retardée » avant 16 semaines à 5° et un état à « réponse accélérée » après 16 semaines à 5° ; le passage de l'un à l'autre de ces états présente les caractères d'une réaction-seuil.

En fait, il convient de souligner que l'analyse de la réactivation don-

née par WILLIAMS est basée sur l'action d'un passage brusque à une haute température favorable. Comme divers auteurs, DUCLAUX (1876), PICTET (1906), ACQUA (1924), BODINE (1929) et COUSIN (1932), l'ont déjà souligné, le passage brusque à une température élevée détermine un choc thermique qui entraîne d'emblée une intensité des échanges très supérieure à celle qui s'établit lors d'une installation progressive de la température favorable. La nature des réactions observées par WILLIAMS est liée au choc thermique. De semblables reprises de développement ne se manifestent vraisemblablement pas lors d'une élévation progressive de la température.

2° Élevages à différentes températures constantes.

Nous avons vu précédemment que l'arrêt de développement hivernal des *Thersilochina* correspond à une diapause vraie. La croissance de l'Insecte se poursuit de façon régulière jusqu'à la mue imaginale. L'adulte est alors parfaitement constitué ; il s'est libéré de l'exuvie nymphale à l'exception de l'extrémité de son abdomen ; sa pigmentation est normale et ses ailes sont complètement déployées. Il devrait normalement sortir immédiatement de son cocon mais sa mobilité, déjà très réduite, tend encore à diminuer dans les jours qui suivent sa transformation en Insecte parfait. Son activité ne redeviendra normale (réflexes locomoteurs coordonnés, aptitude au vol) qu'au moment de l'éclosion. Il s'agit en l'occurrence d'une diapause imaginale qui n'interfère avec aucun phénomène de croissance morphologique. Nous verrons même ultérieurement que la date de reprise d'activité n'a aucune relation avec un stade précis du développement des gonades (chapitre IV). La durée de la diapause correspond donc au laps de temps qui sépare l'apparition du stade adulte de son éclosion, sous réserve que la température ambiante soit supérieure au seuil thermique d'activité. Si elle est inférieure, nous considérerons que la diapause est terminée à partir du moment où l'Insecte, replacé à une température favorable, sort imméditatement de son cocon.

Élevage des stades immatures.

Il était intéressant de préciser si les conditions thermiques d'élevage des stades immatures pouvaient avoir une incidence sur la durée de la diapause imaginale. A cet effet, des parasites ont été élevés à différentes températures constantes à partir de la fin du premier âge larvaire (fin de développement des larves hôtes). Au moment de la mue imaginale, les Hyménoptères ont été placés à une température constante de 10°. L'essai a été effectué avec *Th. melanogaster* parasite de *P. chrysocephala* :

Température d'élevage des stades immatures (°C) :	25°	20°	15°	10°
Durée de la diapause (jours)	—	—	—	—
minimum et maximum :	130-152	140-161	139-171	103-129
moyenne :	140	150,9	155,4	112

En fait, entre 15 et 25°, la température d'élevage des stades immatures ne semble pas avoir d'incidence marquée sur la durée de la diapause : ce sont les conditions thermiques auxquelles sont soumis ces différents stades dans la nature. A 10°, la diapause semble plus courte ; notons toutefois qu'à cette température les mues imaginales sont très échelonnées et que nous avons calculé les délais à partir des dernières mues observées.

Les essais de laboratoire ont toujours été effectués avec des Hyménoptères issus de larves de Coléoptères arrivées à maturité sensiblement à la même date et élevés depuis le stade larve en fin de premier âge à une température constante de 18°C.

Élevage des adultes en diapause.

Des lots de 10 à 20 Insectes ont été placés, après la mue imaginale, à différentes températures constantes. Nous avons contrôlé sur diverses espèces : *Th. melanogaster, Th . fulvipes, Th. tripartitus* et *I. morionellus*, les délais et les pourcentages d'éclosion (tableau VII).

TABLEAU VII

Pourcentages et délais d'éclosion chez divers Thersilochina placés à différentes températures constantes dès leur mue imaginale (P : pourcentage d'éclosion ; E : délais minimum et maximum en jours ; M : délai moyen ; ♂ : délai moyen pour les mâles ; ♀ : délai moyen pour les femelles).

T°C	*Th. melanogaster*					*Th. tripartitus*		
	P	E	M	♂	♀	P	E	M
0	0					0		
5	100	159-192	178,2	174,7	185,3	100	321-365	334
10	100	126-151	136,8	133	144	100	190-236	211
12,5	80	157-172	164	161	170			
15	10	167-187	175			0		
20	0					0		

T°C	*Th fulvipes*					*I. morionellus*		
	P	E	M	♂	♀	P	E	M
0	0					0		
5	100	216-246	223,6	228	244	10	369	
10	100	173-190	180,5	174,3	185	40	193-211	202
15	0					0		
20	0					0		

L'optimum thermique semble se situer aux environs de 10° pour toutes les espèces. L'abaissement de la température allonge les délais d'éclosion qui deviennent évidemment infinis au voisinage du seuil thermique. Celui-ci semble être généralement voisin de 0°c.

L'élevage à une température élevée provoque une réaction par tout ou rien. Une fraction de plus en plus faible des Hyménoptères réussit à

sortir dans des délais à peine supérieurs à ceux observés à 10°, tandis que le reste de la population meurt, parfois après plus d'une année d'inactivité.

A 5 et 10°, les délais de sorties sont très homogènes et les écarts par rapport à la moyenne n'excèdent pas 10 p. 100. Le décalage doit être d'ailleurs principalement attribué au sexe. Les femelles éclosent toujours plus tardivement que les mâles (10 à 15 jours en moyenne). Si l'on s'en réfère à l'opinion de LEES (1955), selon laquelle la durée de la diapause donnerait une idée de son intensité, la diapause des femelles semble plus fortement installée que celle des mâles. D'ailleurs à 12°5 et à 15°, la fraction de la population qui n'arrive pas à éclore est constituée en majeure partie par des femelles.

3° Élevage à des températures successives.

Les observations effectuées sur les Insectes en plein air nous ont montré qu'il se succède, au cours de la diapause, différentes phases qui ne sont pas contrôlées de la même façon par la température. Si, dans le cas d'un séjour à température constante, 10° constitue un optimum, rien ne prouve que cette température soit constamment la plus favorable. Il se peut que d'autres conditions thermiques favorisent temporairement le franchissement de certaines étapes de la diapause mais se montrent nettement défavorables à d'autres périodes.

Pour préciser l'influence de ces facteurs sur l'élimination de la diapause, nous avons élevé des Insectes à différentes températures constantes (t. initiale : 0 à 20°) et, à des dates échelonnées de 30 en 30 jours, nous avons soumis une partie de ces Insectes (10 cocons) à d'autres conditions thermiques (t. finale : 0-20°). Nous avons alors contrôlé les délais et le pourcentage d'éclosion (tableaux VIII, IX, X, XI).

La phase de « réactivation ».

Si le séjour à une température initiale inférieure ou égale à 10° atteint une certaine durée, on constate que tous les Hyménoptères sont alors capables de reprendre leur activité lorsqu'ils sont placés à une température quelconque (sous réserve qu'elle se trouve dans les limites normales d'activité de l'adulte : > 0° et < 30°). L'éclosion n'est pas immédiate ; elle se produit toujours après un certain délai qui ne dépend pas de la température initiale d'élevage mais de l'espèce et de la température finale d'élevage :

Température finale (°C)	*Th. melanogaster*	*Th. fulvipes*	*Th. tripartitus*
20°	6 j	14-15 j	21-25 j
15°	10-11 j	25-28 j	40-45 j
10°	20-22 j	45-50 j	70-80 j
5°	36-40 j	80-90 j	125-142 j

TABLEAU VIII. — Th. melanogaster : *influence de la durée du séjour initial à une température donnée (A) sur les délais d'éclosion en jours (E : minimum et maximum ; M : moyenne) et le pourcentage de réactivation (P) à différentes températures constantes (B).*

A	B		Durée du séjour initial (jours)									
			+ 38	+ 70	+ 100	+ 127	+ 160	+ 194	+ 220	+ 250	+ 291	+ 354
0°	10°	E	125-139	149-208	65-117	42-62	29-48	24-31	15-26	19-25	18-23	16-21
		M	131,6	199	79,5	49,7	36,4	27,4	22,4	21,7	20	19,3
	20°	E	?	?	?	?	9/?	6-9/?	6-9	5-7	5-7	5-7
		M						7,5/?	7	6	6	6
		P	0	0	0	0	10	66	100	100	100	100
5°	10°	E	102-141	69-100	45-63	26-34	4-13					
		M	117,2	80	50,2	32	9,3					
	15°	E	?	?	10-23/?	9-17	3-7					
		M			16,4/?	12,7	6,2					
		P	0	0	80	100	100					
	20°	E	?	?	6/?	5-7/?	2-5					
		M				6,2/?	3,5					
		P	0	0	10	83	100					
10°	5°	E	123-143	95-113	65-88							
		M	131	101,6	75,3							
	15°	E	123/?	37-174/?	9-38/?							
		M			13,3/?							
		P	10	30	50							
	20°	E	?	?	6/?							
		M										
		P	0	0	10							
15°	10°	E	111-140		68-88		34-120	51-121	43-81	91	26-96	
		M	122,6		75,4							
20°	10°	E	122-140		81-157		86-113		87-120	65-99	68-100	
		M	129									

TABLEAU IX. — Th. fulvipes : *influence de la durée du séjour initial à une température donnée (A) sur les délais d'éclosion en jours (E : minimum et maximum ; M : moyenne) et le pourcentage de réactivation (P) à différentes températures constantes (B).*

A	B		Durée du séjour initial (jours)									
			+ 38	+ 70	+ 100	+ 120	+ 160	+ 193	+ 220	+ 250	+ 291	+ 354
0°	10°	E	154-175	146-177	181/?	179-207	89/?			34/?		48/?
		M	164,5	166,3		196,3						
	20°	E	?	?	?	?	?			?		?
5°	10°	E	135-149	111-140	65-118	46-72	30-51	13-31	1-9			
		M	141	124	87	55,6	38,6	22	7			
	15°	E	?	?	54-73			4-11	1-7			
		M			64,2			7	3,5			
		P	0	0	100			100	100			
	20°	E	?	?	?	23-26/?	9-14		1-3			
		M				24/?	11,4		2			
		P	0	0	0	80	100		100			
10°	5°	E	189-208	165-196	130-161	104-118	30-86					
		M	197	178,6	144,6	111,5	50					
	15°	E	155/?	102-107	41-65							
		M		105	54,5							
		P	10	100	100							
	20°	E	?	?	28/?	14-15	6-11					
		M				14,4	6,8					
		P	0	0	10	100	100					
15°	10°	E	148-160		109-154		80-147			98-157	84-151	
		M	151,2		133,3		129,7			119,7	110	
20°	10°	E	161-231		153-175		143-177			130-157	91-187	
		M	171		167		157			146,3	160,1	

Tableau X

Th. tripartitus : *influence de la durée du séjour initial à une température donnée* (*A*) *sur les délais d'éclosion en jours* (*E* : *minimum et maximum* ; *M* : *moyenne*) *à différentes températures constantes* (*B*).

A	B		Durée du séjour initial (jours)									
			+ 38	+ 70	+ 100	+ 126	+ 160	+ 193	+ 220	+ 250	+ 291	+ 354
0°	10°	E	154/?	130-155	192/?	196/?		149/?		120/?	12-42/?	
	20°	E	?	?	?	?		?	16/?		12/?	
5°	10°	E	154-209	160-177	145-182	61-87		29-49	28			
		M	181	168	161	72		39				
	15°	E	?	?	48-74	45-55						
		M			61	49						
	20°	E	?	?				15-16	13-14			
		M						15,5	13,5			
10°	5°	E	181-237	177-266		149-166	116-194					
		M	209	211		155	149					
	15°	E	?	?	72/?	40-72	14-36	7-31				
		M				50	23,7	15,5				
	20°	E	?	?	?							
15°	10°	E	171-237		133-210	118-221		92-172			88-119	
		M	203,5		160	188		138,7			103,5	
20°	10°	E	158-263		157-221	158-201		144-176			96-158	
		M	191,8		190	179		156			137,3	

Tableau XI

I. morionellus : *influence de la durée du séjour initial à une température donnée (A) sur les délais d'éclosion en jours (E : minimum et maximum ; M : moyenne) à différentes températures constantes (B).*

A	B		Durée du séjour initial (jours)									
			+ 38	+ 70	+ 100	+ 126	+ 160	+ 193	+ 220	+ 250	+ 291	+ 354
0°	10°	E			154-273	174-238	149-198	67-120		46-75	52-54	35-44
		M			208,8	206,8	179,5	87,5		57,6	53,3	39,4
	20°	E			?	?	18-19/?	17-20/?		16-21	12	
		M					18,5/?	18/?		17,7		
5°	10°	E			138-160	97-130	75-86	72-87	51-62			
		M			154	114	79	81	56			
	15°	E			78-102							
		M			91							
	20°	E			?	30/?	25-26/?		14-16			
		M					25,2/?		15			
10°	5°	E			213-309	190-257						
		M			266,2	227,6						
	15°	E			74/?			15-26				
	20°	E			?	30-41/?	23-25	20				
		M				35/?	24					
15°	10°	E			170/?		162-187					
		M					178					
20°	10°	E			199-225			212/?				
		M			213							

A partir de ce stade de la diapause, le rapport entre les vitesses d'éclosion $\left(\frac{1}{\text{délai d'éclosion}}\right)$ aux différentes températures finales d'élevage reste constant. Si nous prenons arbitrairement la vitesse à 10° comme étant égale à 10, la vitesse à 5° est en moyenne de 5,6, à 15° de 18 et à 20° de 32 à 33. Ces vitesses varient en fonction exponentielle de la température. Ainsi, quelles que soient les conditions thermiques ambiantes, la sortie des Hyménoptères est précédée d'une phase qui possède les caractéristiques cinétiques d'une croissance et qui est identique à la phase de « réactivation » observée en plein air.

Dans les limites de 0 à 10°, on peut admettre avec une certaine approximation que la vitesse de développement durant cette phase est proportionnelle à la température. Nous retrouvons, pour l'achèvement de phase de « réactivation », les mêmes sommes de degrés-jours qu'en plein air : 200 à 220° pour *Th. melanogaster*, 450 à 500 pour *Th. fulvipes*, 700 à 800 pour *Th. tripartitus*.

La précocité d'apparition de cette phase dépend de la température initiale d'élevage :

Temp. initiale d'élevage	*Th. melanogaster*	*Th. fulvipes*	*Th. tripartitus*	*I. morionellus*
0°	193 à 220 j	250 j	220 j	180 à 250 j
5°	120 à 140 j	120 à 140 j	126 j	160 j
10°	110 à 115 j	120 à 140 j	126 j	126 à 160 j
15°	160 j à ∞			

Elle n'apparaît qu'accidentellement à 15° (cas de *Th. melanogaster*). 10° semble être la température optimum, 5° est légèrement moins efficace. Le séjour continu à 0° permet aussi d'atteindre cette étape de la diapause mais, dans le cas de *Th. melanogaster*, les délais sont deux fois plus longs qu'à 10°. Si l'on prolonge le séjour à 0° au-delà de 200 jours, on constate que les délais d'éclosion, à la température finale, restent ensuite sensiblement constants. 0° semble constituer le seuil thermique pour la phase de « réactivation ». Dans le cas des autres espèces, la prolongation du séjour à cette température provoque une forte mortalité et l'apparition de la phase de « réactivation » est très accidentelle.

La phase d' « hibernation ».

Nous qualifierons la période de diapause précédant la phase de « réactivation » de phase d' « hibernation ». Les résultats précédents nous montrent que sa durée est elle-même contrôlée par la température.

Élevage initial à une température supérieure à 10°.

Lorsque l'élevage est initialement effectué à une température supérieure à 10°, nous avons vu qu'il est impossible d'obtenir l'éclosion des Insectes en diapause (sauf accidentellement à 15° dans le cas de *Th.*

melanogaster). Le transfert, à des dates échelonnées, d'une partie des Insectes appartenant à cette espèce à 10° montre qu'il y a un abaissement progressif des délais d'éclosion à cette température ; cette diminution est d'autant plus rapide que la température initiale d'élevage est plus basse (fig. 21). Lorsque le séjour à 15 ou 20° est assez court (jusqu'à 100 jours), les délais de sortie, pour un même lot, sont homogènes mais, si l'on prolonge l'exposition à une haute température, il se produit des

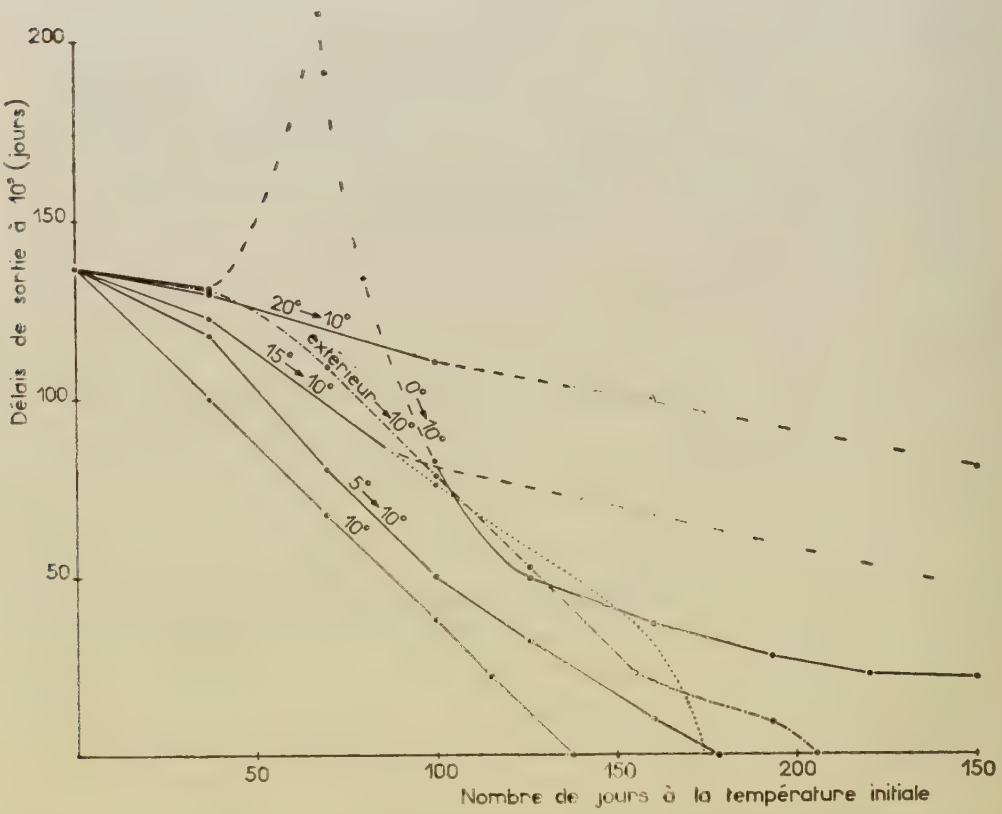

FIG. 21. — Délais moyens de sortie à 10°C pour des *Th. melanogaster* placés initialement pendant un temps variable et dès leur entrée en diapause à différentes températures constantes (en trait interrompu : sorties très échelonnées ; en trait pointillé : sorties partielles).

écarts individuels de plus en plus accusés. Au bout de 160 jours à 15°, quelques *Th. melanogaster* réussissent à sortir de leur cocon après quelques jours d'exposition à 10° alors que les autres individus mettent encore 60 à 110 jours à éclore à cette même température. Les Insectes précocement sortis ont donc atteint, à cette date, la phase de « réactivation » et correspondent à la fraction de la population qui réussit normalement à rompre sa diapause à 15°. Les autres individus restent indéfiniment en diapause. En raison de l'épuisement progressif des réserves adipeuses, le taux de mortalité devient de plus en plus élevé. Après 280 jours à

15°, aucun de ces Insectes n'a encore atteint la phase de « réactivation » et il ne reste que 30 p. 100 d'Hyménoptères encore en vie.

Lorsque l'élevage a lieu à 20°, les délais d'éclosion sont beaucoup plus élevés mais la mortalité est plus lente à se manifester. Les deux phénomènes doivent d'ailleurs être corrélatifs. Une éclosion retardée traduit une diapause plus solidement installée, donc une activité métabolitique plus faible et un épuisement plus lent des réserves adipeuses.

Les résultats sont sensiblement les mêmes avec les autres espèces de *Thersilochina*. Toutefois l'élimination de la diapause à une haute température est encore moins marquée. Il n'y a aucune sortie à 15°.

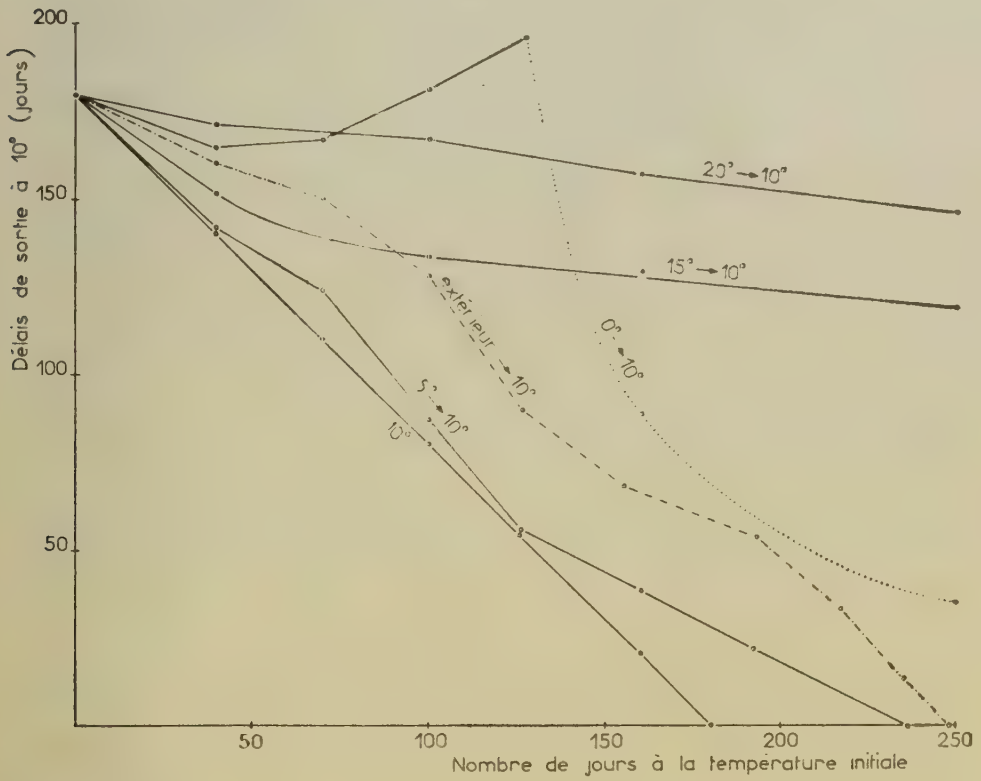

FIG. 22. — Délais moyens de sortie à 10°C pour des *Th. fulvipes* placés initialement pendant un temps variable et dès leur entrée en diapause à différentes températures constantes (en trait pointillé : sorties partielles).

Après un séjour de 280 jours à 20°, l'intensité de diapause reste, chez certains individus, identique à ce qu'elle était au moment de la mue imaginale (fig. 22).

Élevage initial à une température inférieure ou égale à 10°.

L'élevage à une température initiale comprise entre 0 et 10° permet l'achèvement de la phase d' « hibernation ». L'étude des délais d'éclosion (fig. 23 et 24) à diverses températures finales d'élevage montre que

l'action de la température est totalement différente de celle que nous avons signalée en phase de « réactivation ». Elle semble d'ailleurs varier considérablement au cours de la phase d' « hibernation ».

Quelle que soit la température initiale d'élevage (0, 5, 10°), le passage périodique à diverses températures finales provoque toujours la même succession de réactions. Après un séjour à la température initiale, d'une durée nettement inférieure à celle qu'exige l'achèvement de la phase d' « hibernation », il est possible d'obtenir des éclosions à une température supérieure à 10°. Il se produit d'abord quelques sorties à 15° qui nécessitent un délai supérieur à la durée de phase de « réactivation » à cette température. La prolongation du séjour initial à une basse température

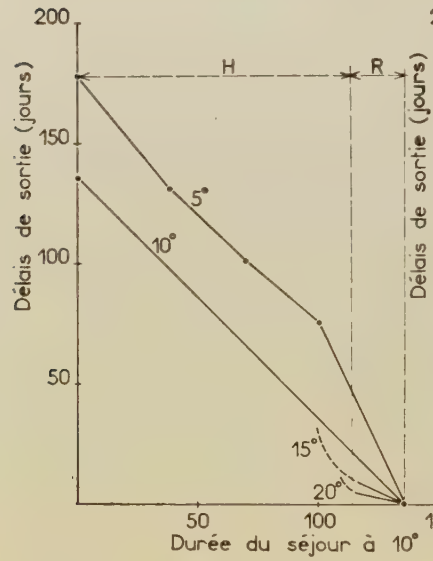

Fig. 23.

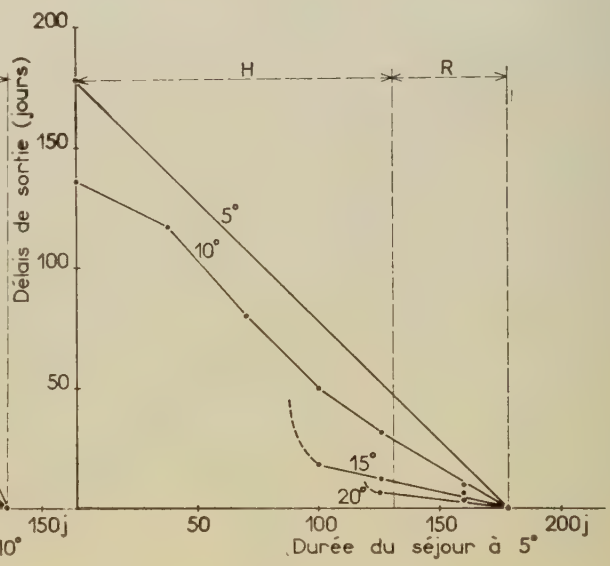

Fig. 24.

Fig. 23. — Délais moyens de sortie à différentes températures constantes pour des *Th. melanogaster* placés initialement, dès leur entrée en diapause, à une température de 10°C (en trait interrompu : sorties partielles ; H : phase d' « hibernation » ; R : phase de « réactivation »).

Fig. 24. — Délais moyens de sortie à différentes températures constantes pour des *Th. melanogaster* placés initialement, dès leur entrée en diapause, à une température de 5°C (même légende que pour la fig. 23).

a pour effet d'augmenter le pourcentage d'éclosion, d'abaisser et d'homogénéiser les délais de reprise d'activité. On constate, qu'après être restés 100 jours à 5 ou 10°, c'est-à-dire avant l'achèvement de la phase d' « hibernation », certains Insectes sont capables d'éclore à une haute température dans des délais qui correspondent à la durée de la phase de « réactivation » (9 à 11 jours à 15°, 6 à 7 jours à 20°). L'exposition à une température élevée a provoqué le déclenchement anticipé de la croissance physiologique et l'écourtement brutal de la phase d' « hibernation » (tableaux VIII, IX, X et XI).

Plus la température finale est élevée, plus on doit prolonger le séjour

initial à basse température pour obtenir la reprise d'activité des Hyménoptères mais plus l'effet catalytique de ce traitement est marqué. Le passage à 20° provoque une véritable réaction par « tout ou rien ». Après une exposition de 100 à 120 jours à 5 ou 10°, de 160 à 200 jours à 0°, ou bien les Insectes entrent d'emblée en phase de « réactivation » et sortent au bout de 6 à 7 jours, ou bien ils restent indéfiniment en diapause. La prolongation du séjour initial à 0°, 5° ou 10° jusqu'à l'apparition de la phase de « réactivation » à cette température, a pour effet principal d'augmenter progressivement le pourcentage d'éclosion sans modifier sensiblement les délais de sorties à 20°.

Quelle que soit la température initiale d'élevage (0°, 5°, 10°), on retrouve la même succession de réactions après passage à de hautes températures (fig. 23 et 24) ; la seule différence est d'ordre chronologique ; il semble en effet qu'à la fin de la phase d' « hibernation », les températures modérées (10°) ont, par rapport aux températures plus basses, un effet accélérateur sur le développement de diapause alors que des températures plus élevées ont encore un effet inhibiteur. A partir du moment où l'on obtient les premières éclosions après le passage à 20°, il suffit de prolonger le séjour à la température initiale de 10° de 10 à 15 jours pour atteindre la phase de « réactivation » (100 p. 100 d'éclosions à 20°) ; il faut prolonger le refroidissement à 5° d'environ 30 jours et à 0° d'au moins 60 jours pour obtenir le même résultat.

Examinons maintenant le cas des insectes exposés à une haute température vers la fin de la phase d' « hibernation ». Prenons comme exemple des *Th. melanogaster* ayant séjourné 100 jours à 10° ; ceux-ci devraient normalement éclore trente à quarante jours plus tard à cette même température. S'ils sont alors exposés à 20°, quelques Insectes sortent au bout de 6 à 7 jours. Si, au bout d'une dizaine de jours, nous replaçons à la température initiale d'élevage (10°) les Insectes qui sont restés en diapause, nous constatons que les délais d'éclosion à cette dernière température oscillent entre 87 et 132 jours (moyenne 109 j). Le passage prématuré à une température élevée a non seulement bloqué le développement de diapause mais a replacé ces Hyménoptères dans un état physiologique voisin de ce qu'il était au moment de la mue imaginale. 15° a un effet inhibiteur moins accusé et les résultats sont plus hétérogènes ; des Insectes élevés pendant 100 jours à 10° puis exposés à une température de 15° pendant 30 jours sont ensuite sortis dans un délai de 36 à 67 jours à 10° (moyenne 52 jours). Pour certains Hyménoptères, il y a simplement eu blocage du développement de diapause, pour d'autres, renforcement de cet état mais moins accusé qu'à 20°.

Cet effet inhibiteur, dû à l'élévation prématurée de la température d'élevage, peut être aussi décelé lors d'un passage précoce de 0° ou 5° à 10°. En effet, lorsque *Th. melanogaster* est conservé 100 jours à 0° puis

placé à 10°, les Insectes sortent en moyenne au bout de 206 jours à cette température alors que l'élimination totale de la diapause à une température constante de 10° ne demande que 136 jours. Cet allongement de la diapause peut s'expliquer par la succession de deux réactions physiologiques différentes. Dans un premier temps, le passage de 0 à 10° a provoqué une réaction inhibitrice qui a replacé l'Insecte dans l'état de diapause voisin de l'état initial. Ce phénomène ne se déroule pas aussi rapidement qu'à 20° et peut avoir demandé 70 jours. Ensuite il y a eu, pendant 136 jours, un développement de diapause normal qui a permis l'éclosion des Insectes.

Un phénomène inhibiteur plus atténué se produit aussi lors du passage de 5 à 10°. En effet, si l'on place à 5° des Insectes ayant séjourné 70 jours à 10°, les délais d'éclosion à la température finale sont de 101 jours. Ils sont sensiblement les mêmes que pour des Hyménoptères élevés depuis leur entrée en diapause à 5° (178-70 jours = 108 jours). Par contre, si l'on effectue le traitement inverse (passage de 5 à 10°, vers le 70e jour), les adultes mettent 80 jours à éclore à la température finale alors que ceux élevés constamment à 10° mettent 136-70 jours soit 66 jours.

Ainsi le passage d'une température basse à une température élevée peut provoquer, suivant le stade d'évolution de la phase d'« hibernation » soit une action inhibitrice, soit une action accélératrice. L'intensité de ces deux actions ainsi que la rapidité et la tardivité du passage de l'une à l'autre croissent en fonction directe de la température finale d'élevage (pour une température initiale donnée).

4° Influence des températures alternées.

Pour compléter ces observations, nous avons effectué un autre type d'expériences qui consiste à élever des Insectes (*Th. melanogaster*) à la température qui paraît la plus favorable au déroulement de la phase d'hibernation (10°). Après un séjour de 0, 30, 60, 90 et 115 jours à cette température, les cocons sont placés pendant trente jours à diverses températures constantes (— 5°, 0°, 5°, 10°, 15° et 20°) puis remis ensuite à 10°. En comparant les délais d'éclosion dans les différents lots, il est possible d'avoir une idée de l'efficacité relative des différents traitements en fonction du stade d'évolution de la diapause (tableau XII).

Après la mue imaginale, tout se passe comme s'il y avait un phénomène de croissance partielle avec un optimum thermique voisin de 10° ; plus on s'écarte de cette température, plus les délais d'éclosion sont allongés. Lorsque les Insectes sont restés 30 jours à 10°, l'efficacité relative des basses températures s'accroît à l'inverse de celle des hautes températures ; 20° provoque déjà un renforcement de l'état de diapause. Au bout de 60 jours, l'écart entre 0, 5 et 10° s'est encore atténué et 5°

s'avère aussi favorable que 10° ; par contre, 15° bloque l'élimination de la diapause et 20° replace les Insectes dans un état physiologique voisin de ce qu'il était au moment de l'entrée en diapause. A partir du 90e jour, les phénomènes sont inversés ; un séjour à — 5° provoque la mort des Hyménoptères ; 0 et 5° perdent de leur efficacité par rapport à 10° ; à 15°, les réactions deviennent très hétérogènes : certains Insectes sortent au bout de quelques jours ; pour les autres, l'état de diapause n'a subi aucune évolution ; 20° provoque toujours une action inhibitrice très marquée. A partir du 115e jour, nous sommes en phase de « réactivation » et les délais de sortie varient en fonction exponentielle de la température.

TABLEAU XII

Influence des températures alternées sur l'élimination de la diapause de Th. melanogaster.

Températures °C	Époque du passage à différentes températures constantes							
	0-30e jour		30e-60e jour		60e-90e jour		90e-116e jour	
	A	B	A	B	A	B	A	B
— 5	138	0	109	0	64		mortalité totale	
0	134	— 4	100	— 9	57,9	— 20	37	— 11
+ 5	122	— 16	83	— 26	44,8	— 33,2	35,2	— 12,8
+ 10	108	— 30	78	— 30	48	— 30	22	— 26
+ 15	126,6	— 11,4	104	— 5	76,5	— 1,5	52	+ 4
+ 20	132	— 6	115	+ 6	123	+ 45	108	+ 60

A = délai de sortie en jours à la température finale de 10°.
B = prolongation (+) ou raccourcissement (—) des délais de sortie après passage temporaire à différentes températures constantes.

Ces résultats confirment et précisent les observations effectuées précédemment à savoir que la température contrôle constamment l'élimination de la diapause mais que son effet cinétique varie en fonction du stade d'évolution physiologique de l'Insecte. Au début de la phase d'« hibernation », 10° semble être la température la plus favorable ; les températures plus basses ou plus élevées ont tendance à ralentir de plus en plus fortement le développement de diapause. Mais, par la suite, 5° et même 0° ont une efficacité qui se rapproche de plus en plus de celle de 10° tandis que 15° et 20° bloquent l'élimination de la diapause à un stade d'autant plus précoce que la température est plus élevée. Vers la fin de la phase d'« hibernation », l'élévation progressive de la température tend, par contre, à accélérer de plus en plus fortement la reprise d'activité.

Pour comparer de façon plus précise l'efficacité relative des basses températures en fonction du stade d'élimination de la diapause, différents lots de *Th. fulvipes* ont été soumis, au cours de leur phase d'« hiber-

nation » (120 jours à 10°), soit à des températures constantes (0°, 5°, 10°), soit à des températures progressivement croissantes ou progressivement décroissantes (tableau XIII). Les Insectes sont sortis dans les délais les plus brefs à une température constante de 10° (168 jours). Le déroulement de la phase d' « hibernation » à une température de 5° a été presque aussi rapide sauf lorsque le séjour à une telle température a été limité à la fin de la phase d' « hibernation » et surtout à son début. Le passage temporaire à 0° a provoqué un retard beaucoup plus accusé que 5° mais il est resté faible lorsque les Insectes ont été soumis précédemment à une température modérée (5° ou 10°) même pendant une période de temps limitée alors que le développement de diapause a été complètement arrêté lorsque les Insectes ont été placés à 0° aussitôt après leur mue imaginale, c'est-à-dire dès l'entrée en diapause.

TABLEAU XIII

Influence des températures alternées sur l'élimination de la diapause de Th. fulvipes.

Conditions thermiques subies à partir de l'entrée en diapause				Délais d'éclosion (moyenne en jours)			Retard par rapport à 10° (en jours)
0-40e j.	40-80e j.	80-120e j.	ap. 120e j.	mâle	femelle	mâle et fem.	mâle et fem.
10°	10°	10°	10°	168	168	168	0
5	5	10	»	160,7	176	170,25	+ 2,25
5	5	5	»	166,6	177,5	174,45	+ 4,45
10	5	5	»	169,5	177,5	175,4	+ 7,4
10	10	5	»	173	185	177 5	+ 9,5
5	10	10	»	174	186	183,6	+ 15,6
5	5	0	»	185,3	189,2	187,75	+ 19,75
10	10	0	»	185,5	194,6	191,0	+ 23,0
10	0	0	»	194	207	200,3	+ 32,3
5	0	0	»	199,6	252	206,1	+ 38,1
0	5	5	»	231,7	216	228,2	+ 60
0	5	10	»	218,7	231,2	226,5	+ 58,5
0	0	10	»	241	247	245,5	+ 77,5
0	0	5	»	275	264,4	267,4	+ 99,4
0	0	0	»	290	287	289,1	+ 121,4

En résumé, les conditions thermiques les plus favorables à l'élimination rapide de la diapause sont réalisées quand les Insectes sont placés dès l'apparition du stade adulte à une température de 10°. L'abaissement progressif et temporaire de la température (5° puis 0°) au cours de la phase d' « hibernation » ne retarde pas sensiblement les délais d'éclosion qui pourront, par contre, être notablement écourtés par une élévation progressive de la température à l'approche et surtout au cours de la phase de « réactivation ». Le sens de variation des conditions thermiques automnales (octobre à décembre) est donc très favorable à un achèvement rapide de la phase d'« hibernation » dont la durée ne sera pas sensiblement modifiée par les particularités climatiques annuelles.

D. — CONCLUSIONS

L'arrêt de développement hivernal des *Thersilochina* correspond à une diapause vraie qui s'installe aussitôt après la mue imaginale alors que l'Insecte parfait n'est pas encore sorti du cocon.

Nous avons pu montrer expérimentalement qu'au cours de cette diapause, il se succède obligatoirement deux phases dont la durée est étroitement conditionnée par la température mais de façon très différente. La première phase a été appelée phase d' « hibernation », la seconde, phase de « réactivation ».

Lorsque les Insectes sont placés dans des conditions thermiques constantes durant la phase d'« hibernation », la température la plus favorable à une bonne évolution de cette phase est celle de 10°C. Des températures plus basses (5°, 0°) déterminent une prolongation corrélative de la diapause. Au contraire, de hautes températures (15°, 20°) ne permettent généralement pas son élimination ; les Insectes meurent s'ils ne sont pas replacés à une température favorable.

Les réactions en phase de « réactivation » obéissent aux lois de Van't Hoff et d'Arrhenius. Dans les limites thermiques de 0 à 25°C la durée de cette phase décroît en fonction exponentielle de la température.

Le passage des Insectes à des températures alternées au cours de la phase d' « hibernation » montre que l'action des facteurs thermiques est d'ailleurs assez complexe durant cette période de la diapause. Leur incidence sur la précocité de la reprise d'activité varie avec le moment où ces températures sont appliquées. Au début de la diapause, 10°C s'avère la température la plus favorable ; les températures inférieures ou supérieures à 10° allongent la durée de l'arrêt d'activité de façon d'autant plus marquée qu'elles sont plus éloignées de cet optimum. Au cours de la « phase d'hibernation », des températures basses (0 à 5°) ont un effet cinétique voisin de 10° ; par contre, des températures élevées (15 et 20°) ont tendance à bloquer l'élimination de la diapause ou à faire retourner l'Insecte dans un état de diapause voisin de l'état initial. A la fin de la phase « d'hibernation », des températures de plus en plus élevées déterminent une réactivation précoce des Insectes.

A cette époque de la diapause, nous avons constaté, comme Williams, des réactions bimodales : lorsqu'on fait passer prématurément les Insectes d'une basse à une plus haute température, une partie de la population sort de son cocon plus précocement qu'à la température initiale (réponse accélérée) tandis que l'autre fraction éclot avec un retard plus ou moins marqué ou reste indéfiniment en diapause (réponse retardée). Toutefois on ne peut dire, comme cet auteur, qu'il y a successivement

deux états stables dans la diapause (état « retardé » puis état « accéléré »), le passage de l'un à l'autre ayant les caractères d'une réaction-seuil. Nous avons montré qu'un Insecte élevé initialement à 0 ou 5° peut très bien manifester ensuite une réponse « accélérée » à une température de 10° et présenter, au même moment de la diapause, une réponse « retardée » à 20°. Le passage de l'état « retardé » à l'état « accéléré » peut être très progressif aux basses températures, et c'est uniquement par une élévation brutale de la température, c'est-à-dire par un choc thermique que l'on obtient des réactions bimodales. Plus le choc thermique est important, plus le processus de réactivation prend le caractère d'une réaction-seuil.

Au cours du déroulement de la diapause (phase d'« hibernation »), l'exposition à une température élevée peut provoquer soit une action inhibitrice (renforcement de la diapause) soit une action accélératrice. L'intensité de ces deux actions, la rapidité et la tardivité du passage d'un type à l'autre augmentent en fonction de la température réactivante utilisée.

Ces différents résultats permettent d'expliquer les modalités d'élimination de la diapause dans les conditions naturelles.

En ce qui concerne *Thersilochus melanogaster*, l'entrée en diapause s'effectue en juillet. Jusqu'à la mi-septembre, la température supérieure à 15° empêche toute évolution de la diapause. Par la suite, la température s'abaisse progressivement d'octobre à décembre et oscille entre 0 et 10°. La chronologie et le sens de variation des conditions thermiques automnales permettent un déroulement rapide de la phase d' « hibernation » et les particularités climatiques annuelles n'auront qu'une très faible incidence sur sa durée. En effet, si 10° constitue un optimum thermique pour cette période de la diapause, un abaissement progressif de la température aux environs de 5° et même temporairement jusqu'à 0° n'a pas, alors, un effet défavorable sur l'élimination de la diapause. Dans les conditions naturelles, la phase d'« hibernation » se termine normalement entre le 15 décembre et le début du mois de janvier, époque à laquelle la température avoisine souvent 0°. Ce décalage d'une quinzaine de jours n'a pratiquement pas d'incidence sur la variabilité de la date d'éclosion des adultes car, de toute façon, la phase de « réactivation » ne subira pas d'évolution marquée à cette époque de l'année en raison de la basse température. Mais, à partir de la fin du mois de janvier, la température tend à s'élever progressivement et accélérer de plus en plus la vitesse de réactivation. Cette phase de la diapause, qui nécessite une somme de 200 à 220 degrés-jours pour son achèvement, aura une durée excessivement variable selon les particularités climatiques de l'hiver. Finalement, les écarts annuels des dates de sortie sont uniquement liés aux conditions thermiques qui règnent à cette saison.

Les sorties de *Th. melanogaster* sont généralement très groupées. En effet, si la période de ponte de cet Hyménoptère est assez étalée (en général mars et début du mois d'avril), l'élévation progressive de la température printanière tend à raccourcir la durée du développement des parasites issus de pontes tardives. Finalement, l'écart entre les premières et les dernières mues imaginales n'excède pas une dizaine de jours. Les Insectes se sont tous transformés en adultes au cours du mois de juillet c'est-à-dire bien avant que l'abaissement de la température puisse modifier leur état physiologique. Le déroulement de la diapause se fera donc de façon synchrone chez tous les individus et l'échelonnement des sorties dépendra principalement de l'hétérogénéité physiologique de la population. Celle-ci se manifeste assez peu aux basses températures et les sorties sont donc assez groupées.

Les modalitées d'élimination de la diapause sont sensiblement les mêmes chez *Th. fulvipes* et *Th. tripartitus* que chez *Th. melanogaster*. La mue imaginale de ces espèces a lieu à la fin du mois de juillet et au début du mois d'août, c'est-à-dire à une époque où la température est très élevée. Ici encore, il n'y aura pas d'écart sensible dans l'évolution de la diapause en fonction de la date de mue imaginale du parasite. Le déroulement de la diapause sera presque identique au cas de *Th. melanogaster* puisqu'il commence à la même date et obéit aux mêmes lois d'action de la température. Toutefois, la phase d' « hibernation » qui est plus longue que chez l'espèce précédente, ne prendra fin qu'au cours du mois de janvier. La somme de degrés-jours nécessaire à l'achèvement de la phase de « réactivation » est aussi nettement plus élevée. La date de sortie est donc obligatoirement plus tardive que chez *Th. melanogaster* et pourra présenter des écarts annuels très sensibles en fonction des particularités thermiques de l'hiver et du printemps.

Le cas des *Isurgus* est beaucoup plus complexe. Leur période d'activité imaginale et de reproduction est plus tardive et très étalée (fin du mois d'avril au début du mois de juillet).

Le développement des parasites issus de pontes tardives n'est pas encore achevé au moment où la température estivale commence à décroître. Cet abaissement de la température tend à allonger la durée du développement et ces Hyménoptères se transforment en adultes à une date relativement tardive (août, septembre).

En conséquence, la diapause est déjà en cours d'élimination chez les *Isurgus* issus de pontes précoces au moment où se produit la mue imaginale chez ceux issus de pontes tardives. Par suite de ce décalage dans le cycle des différents individus, il se produit une très grande hétérogénéité physiologique dans la population au cours de la période de diapause.

Notons, par ailleurs, que la phase d'« hibernation » et la phase de « réactivation » ont toutes deux une durée beaucoup plus longue chez

les *Isurgus* que chez les autres *Thersilochina*. En conséquence, ces Hyménoptères n'ont pas encore repris leur activité imaginale au moment où la température printanière subit une élévation sensible et atteint ou dépasse 15° (généralement fin du mois d'avril et mai). Alors que les Insectes issus de pontes précoces sont alors en phase de « réactivation », ceux qui proviennent de pontes tardives sont encore en phase d' « hibernation ». Or, nous avons vu précédemment que l'élévation de la température a un effet totalement différent sur la vitesse de réactivation suivant qu'elle se produit à telle ou telle époque de la diapause.

Ces particularités physiologiques permettent d'expliquer le décalage des dates de sortie des *Isurgus* en fonction de la date de récolte des larves hôtes dont ils sont issus (fig. 19).

1° *Isurgus* issus de pontes précoces effectuées en mai et provenant de larves de Méligèthes récoltées durant ce mois : Chez ces Hyménoptères, la phase d' « hibernation » se termine à la fin de l'hiver ou au début du printemps. Mais cette population est cependant hétérogène, soit par suite du décalage chronologique dans les pontes, soit par suite d'une évolution différentielle d'Insectes d'un même lot. Ainsi, ceux dont l'élimination de la diapause est la plus avancée au début de la saison printanière peuvent éclore rapidement n'ayant besoin que d'une faible quantité de calories pour reprendre leur activité normale. Quant aux Insectes moins avancés dans leur développement, ils rattrapent leur retard car la durée de leur période de réactivation est forcément plus courte. A ce moment de leur évolution, sensibles aux élévations thermiques, ils bénéficient, en effet, de températures printanières progressivement et rapidement croissantes. En conséquence, les sorties d'*Isurgus* issus de larves hôtes récoltées à une date donnée au cours du mois de mai seront très homogènes et il y aura peu d'écart entre les dates moyennes d'éclosion pour les *Isurgus* issus de larves de Méligèthes récoltées à différentes dates au cours du mois de mai.

2° *Isurgus* provenant de larves de Méligèthes récoltées au début du mois de juin : lorsque la température dépasse 10°, ces Hyménoptères sont en fin de phase d' « hibernation ». De ce fait, ces Insectes se trouvent à une période critique de la diapause, celle durant laquelle l'exposition à des températures élevées peut avoir, soit un effet accélérateur, soit un effet inhibiteur sur la vitesse de « réactivation ». Pour certains d'entre eux, ceux dont la phase d' « hibernation » est suffisamment avancée, il se produit un écourtement brutal de la diapause et une réduction si sensible de la phase de « réactivation » due à la température élevée que ces individus sortent en même temps que les *Isurgus* issus de larves de Meligèthes récoltées en mai. Pour les autres Hyménoptères, l'achèvement de la phase d' « hibernation » est, par contre, retardé. En conséquence les sorties sont alors très échelonnées.

3° *Isurgus* issus de pontes tardives et provenant de larves de Méligèthes récoltées à la fin du mois de juin : Au moment où la température passe de 10 à 15°, ces Hyménoptères ont atteint un stade d'élimination de la diapause encore moins avancé que dans le cas précédent. En conséquence, l'effet inhibiteur des hautes températures est encore plus accusé et se traduit, dans certains cas, par une persistance de l'état de diapause. L'élévation continue de la température va provoquer finalement un renforcement de cet état et empêcher l'éclosion d'une partie des Insectes qui mourront au cours de l'été.

La synchronisation étroite qui s'observe parfois dans les cycles « hôtes et parasites » se retrouve-t-elle ici entre les Coléoptères et leurs Insectes entomophages? Une coïncidence étroite entre la sortie du parasite et l'apparition du stade réceptif de l'hôte suppose que la diapause, la maturation sexuelle et le développement embryonnaire du Coléoptère aient la même durée que la diapause de l'Hyménoptère quelles que soient les conditions thermiques ambiantes. Une adaptation écologique aussi parfaite a peu de chances de se trouver réalisée.

Il convient toutefois de signaler qu'il existe une corrélation indiscutable entre les caractères écologiques des deux antagonistes. Plus l'espèce phytophage manifeste une reprise d'activité précoce, plus courte est la diapause de l'espèce entomophage qui lui est associée.

Une telle corrélation amène-t-elle une véritable synchronisation des cycles?

Dans le cas de *Th. melanogaster*, par exemple, la diapause de l'hôte, de type estival, est indépendante des conditions thermiques automnales et hivernales. Le Coléoptère se reproduit surtout pendant la saison froide, de septembre à mai. L'éclosion des larves a lieu entre le mois d'octobre et le mois de juin. De ce fait, le parasite, dont la période d'activité imaginale se situe généralement en mars, ne peut rencontrer qu'une fraction de la population hôte, fraction dont l'importance numérique varie de façon indépendante de celle des Hyménoptères (chapitre VIII).

Dans le cas de *Th. fulvipes*, la synchronisation des cycles est beaucoup plus étroite. La diapause de l'hôte, *C. napi*, est de type hivernal et l'imago est réactivé à la fin de l'hiver. En soumettant ces Insectes phytophages, soit à différentes températures constantes, soit à des températures alternées, nous avons montré que l'élimination de cette diapause est contrôlée par les facteurs thermiques. Pour des Coléoptères élevés à une température constante, la durée minimum de l'arrêt d'activité est obtenue à 10° (130 à 140 jours de la mue imaginale à la maturation sexuelle). Alors que des températures basses ne font que ralentir l'évolution de la diapause, le séjour continu à des températures de plus en plus élevées (max. 20°) arrive à bloquer totalement son élimination. A son tour, le

passage prématuré d'une température basse à une température élevée empêche l'élimination de la diapause de l'hôte, alors que son exposition tardive à une haute température accélère notablement la reprise du développement. Les caractéristiques écologiques de la diapause de *C. napi* sont donc assez voisines de celles de son parasite *Th. fulvipes*. La durée de la diapause du Coléoptère est toutefois sensiblement plus réduite que celle de l'Hyménoptère (130 à 140 jours à 10° au lieu de 180 j) de telle sorte que le développement embryonnaire de l'Insecte phytophage est terminé au moment où l'Insecte entomophage sort de son cocon.

Quant à la synchronisation des cycles des Méligèthes et des diverses espèces d'*Isurgus*, elle est aléatoire comme dans le premier exemple cité plus haut. La diapause des Méligèthes est cependant du type hivernal mais elle est terminée dès la fin du mois de mars alors que les *Isurgus* ne commencent à apparaître qu'à la fin du mois d'avril ou au début du mois de mai. A cette époque de l'année, une proportion plus ou moins élevée de larves phytophages a terminé son développement et est déjà enfouie dans le sol. De plus, les Méligèthes peuvent se reproduire jusqu'à la fin de l'été alors que les derniers Hyménoptères adultes disparaissent au début du mois de juillet.

IV. — INFLUENCE DES FACTEURS CLIMATIQUES SUR LA FONCTION OVARIENNE DES TERSILOCHINA.

Nous avons vu précédemment que les *Thersilochina* possèdent des organes génitaux complètement développés au moment de leur sortie du cocon. Ce caractère implique que l'évolution des gonades n'est pas totalement inhibée pendant la période de diapause. Cette particularité a été précédemment observée sur divers Insectes (Parker et Thompson, 1927 ; Joly, 1945).

A. — CROISSANCE OVOCYTAIRE AU COURS DE LA DIAPAUSE

Nous nous sommes limité à l'étude de l'ovogenèse où la croissance et la différenciation des cellules germinales sont plus faciles à observer et à suivre dans leurs étapes successives que dans le cas de la spermatogenèse.

1° Structure de l'ovariole. Méthode d'étude.

Au moment de la mue imaginale de *Th. melanogaster* en arrêt d'activité dans son cocon, les gonades sont encore immatures. Chaque ovaire est formé de 16 à 28 ovarioles ; la moyenne se situe aux environs de 24. Celles-ci

sont placées en deux rangs alternés débouchant à la même hauteur dans l'oviducte. Elles ont la forme de longs tubes cylindriques (500 à 600 μ sur 10 à 15 μ), remplis de cellules hyalines indifférenciées de 5 à 7 μ de diamètre.

Lorsque l'Insecte, à l'issue de sa diapause, sort de son cocon, l'ovariole s'est considérablement allongée (1400 μ). La quasi-totalité des ovogonies et des cellules vitellines se sont organisées en follicules. L'ovaire de type méroïstique polytrophique présente des caractères morphologiques très voisins de celui du Dytique (Joly, 1945). Chaque ovocyte est coiffé à sa partie supérieure de 15 cellules vitellines. Celles-ci sont fortement accolées les unes aux autres et les limites cytoplasmiques de leur contour polyédrique sont assez peu visibles. Elles possèdent un noyau volumineux et très réfringent qui occupe la majeure partie du volume cellulaire. Leur taux d'accroissement est beaucoup plus faible que celui de l'ovocyte. Elles entrent normalement en dégénérescence lorsque ce dernier atteint sa taille maximum.

La forme et la couleur de l'ovocyte se modifient considérablement au cours de son développement. Il a, au début, une apparence hyaline identique à celle des cellules vitellines. Lorsqu'il atteint 25 μ environ, il entre dans sa phase de vitellogenèse et devient blanchâtre, aspect qu'il conservera jusqu'à sa complète maturité. L'ovule d'abord sphérique devient finalement ellipsoïdal.

Rappelons que le volume d'une sphère est égal à $\frac{4}{3}\pi\frac{d^3}{8}$ (d étant un diamètre) et celui d'un ellipsoïde de révolution est égal à $\frac{4}{3}\pi\frac{D^2L}{8}$ (D étant le diamètre équatorial, L le plus grand diamètre).

Pour avoir une idée précise de l'accroissement de l'ovocyte en fonction du temps, il est donc nécessaire de mesurer à la fois D et L d'autant plus qu'en fin de développement D reste sensiblement constant, L seul varie. Pour ne pas mentionner, dans chaque cas, ces deux valeurs mais une seule et pour citer des dimensions facilement comparables et liées par une relation simple aux volumes correspondants, nous avons introduit une valeur théorique que nous avons appelée « diamètre moyen » ; ce diamètre correspond à celui d'une sphère qui aurait le même volume que l'ellipsoïde mesuré : $V = \frac{4}{3}\pi\frac{D^2L}{8} = \frac{4}{3}\pi\frac{d^3}{8}$ d'où $d = \sqrt[3]{D^2L}$.

Pour effectuer ces mensurations, les ovarioles sont étalées sur une lame de verre dans une goutte de Ringer. On les sépare et on les étire légèrement à l'aide d'une aiguille afin de bien individualiser les follicules. Les mensurations de D et L sont ensuite faites au microscope sans que la préparation soit recouverte d'une lamelle afin de ne pas déformer les cellules. Ces mesures n'ont jamais porté sur des ovocytes inférieurs à

12,5-15 μ. En effet, avant cette taille, les contours sont assez diffus et les possibilités d'erreur relative beaucoup trop fortes. Dans la grande majorité des cas, les observations ont été effectuées sur les ovocytes en cours de vitellogenèse dont la taille dépassait 20 μ.

Comme nous le verrons ultérieurement, ceux-ci peuvent dégénérer au cours de leur accroissement. Les stades avancés de résorption sont facilement observables ; la cellule a un contour irrégulier, le protoplasme s'opacifie et devient progressivement jaune brun. Ultérieurement, il ne reste, à la base de l'ovariole, qu'un dépôt informe plus ou moins brunâtre qui peut lui-même disparaître. Ce sont les stades précoces de dégénérescence qui sont surtout difficiles à déceler. Nous avons, à cet effet, utilisé la technique de Joly (1945) (solution de rouge neutre). Alors que les cellules vivantes prennent une teinte rose pâle, les cellules mortes absorbent électivement le colorant et deviennent rouge cerise au bout de quelques minutes. L'intensité de la coloration dépend du degré d'avancement de la résorption. Au début, ce sont principalement les cellules vitellines qui sont colorables. Celles-ci semblent dégénérer avant l'ovocyte et provoquer indirectement la destruction de celui-ci par arrêt de la vitellogenèse.

Pour des observations plus précises, en particulier pour l'étude des ovaires immatures, nous avons utilisé les méthodes classiques des techniques histologiques en particulier fixation au Duboscq-Brazil et coloration à l'hémalun acide.

2° Croissance ovocytaire de Thersilochus melanogaster THOMS.

Chez cette espèce qui entre en diapause au mois de juillet, il ne se produit aucune modification des ovarioles durant toute la période estivale. C'est généralement à partir de la fin du mois de septembre que les premiers follicules s'organisent. Les plus gros ovocytes n'atteignent encore que 10 à 12 μ.

Au cours du mois d'octobre, l'organisation des follicules se poursuit rapidement ; dans chaque ovariole, on en dénombre 5 à 7, plus généralement 6 à 7, soit presque autant qu'en période de ponte. Il y a alors 3 à 5 ovocytes en vitellogenèse ; les plus grands atteignent 36 à 75 μ. Les ovocytes qui dépassent cette taille, sont en cours de résorption dans une proportion plus ou moins élevée d'ovarioles. La dégénérescence des follicules est assez lente et les résidus en sont visibles pendant plus d'un mois au voisinage du calice.

Au cours du mois de novembre, ces destructions s'étendent à la totalité des ovocytes I (ce chiffre désigne le numéro d'ordre de l'ovocyte dans l'ovariole ; le chiffre le plus bas correspond à l'ovocyte le plus développé : fig. 25). Pendant ce temps, l'ovocyte II poursuit sa croissance.

Dans les cas les plus favorables, sa taille maximum dépasse alors celle qui a été atteinte par l'ovocyte I avant sa résorption. Le déroulement de ce processus n'est pas obligatoire car, si on relève des températures exceptionnellement froides en novembre, la dégénérescence du premier ovocyte n'est pas suivie de l'accroissement du second qui garde sa taille réduite.

Au mois de décembre, les phénomènes de résorption affectent alors l'ovocyte II mais seulement pour quelques-uns (10 à 50 p. 100 d'entre eux) car il se manifeste une accentuation des divergences dans l'évolution des ovarioles, déjà sensible lors des résorptions de premiers follicules. La dégénérescence n'apparaît que pour les ovocytes dont la taille est nettement plus grande (75 à 100 μ).

TABLEAU XIV

Croissance ovocytaire de Th. melanogaster élevés dans les conditions naturelles (*Années* 1954-55, 1955-56, 1956-57).

Dates de récolte	Nombre de follicules individualisés	Nombre d'ovocytes		Pourcentage de résorption	Taille du plus gros ovocyte	
		en vitellogenèse	mûrs		longueur (μ)	diamètre moyen (μ)
22/8/54	0	0		0	7,5	
29/9	0-3	0-1		0	12,5	
22/10	6-7	3-4		50	36 à 444	37,5 à 39
20/11	6-7	4-5		100	50 à 70	50 à 57
20/12	7-8	5-6		100 à 150	75 à 100	57,5 à 72,5
20/1	7-8	6-7		100 à 150	75 à 100	57,5 à 72,5
12/2	7-8	3-4	2-3	0	260 à 300	100 à 110
1/3	7-8	2-3	4	0	260 à 300	100 à 110
21/8/55	0	0		0		
22/9	3-4	0-1		0	20	
26/10	5-6 à 6-7	3-4 à 4-5		0 à 37	50 à 72,5	42,5 à 71
21/11	6-7	4-5		100	50 à 65	41,5 à 48,5
21/12	6-8	4-5 à 5		110 à 125	50 à 70	45,5 à 57,5
20/1	7	5		2,5	75 à 82,5	57,5 à 65
20/2	7	5		0	75 à 82,5	57,5 à 65
24/3	8-9	4-5	3	0	300	100 à 110
4/9/56	0	0		0		
4/10	5	1		50 à 100	30 à 37,5	25 à 28,7
4/11	7-8	3-4		60 à 100	55 à 70	50 à 56
28/11	8	4-5		100 à 130	50 à 65	41,5 à 53
27/12	8	5-6		160	70 à 100	60 à 72,5
5/2	8	5	1	0	300	100 à 110
10/2	8-9	3-4	3	0	300	100 à 110

L'arrêt des phénomènes de croissance, lié aux basses températures, telles celles qui sont généralement relevées en janvier, interrompt ces destructions. D'ailleurs, à partir de ce moment, les Insectes sont en phase de « réactivation » et les dégénérescences ovocytaires ne reprennent plus. Malgré l'existence de conditions thermiques encore défavorables en février, le développement devient extrêmement rapide. La vitellogenèse reprend et, en un mois, les plus gros ovocytes passent d'une taille de

75-100 μ à 300 μ. Au moment de la sortie du cocon, c'est-à-dire généralement au début du mois de mars, la femelle possède finalement, par ovariole, 3 ou 4 ovocytes qui ont atteint leur taille maximum (tableau XIV).

3° Croissance ovocytaire des autres espèces (tableau XV).

Il y a, chez les diverses espèces de *Thersilochina*, une croissance ovocytaire au cours de la diapause qui suit les mêmes étapes que celles observées chez *Th. melanogaster*. *Th. fulvipes* a toutefois un développement

TABLEAU XV

Croissance ovocytaire de Th. fulvipes et Th. tripartitus élevés dans les conditions naturelles (1956-57).

Dates de récolte	Nombre de follicules individualisés	Nombre d'ovocytes		Pourcentage de résorption	Taille du plus gros ovocyte	
		en vitello-genèse	mûrs		longueur (μ)	diamètre moyen (μ)
		Th. fulvipes				
4/10	0	0				
4/11	2-3 à 3-4	0-1		0 à 10	17,5 à 37,5	17,5 à 28,7
30/11	3-4 à 4-5	1		90	22,5 à 37,6	22,5 à 28,7
27/12	3-4	0-1		200	22,5 à 25	22,5 à 25
5/2	4 à 4-5	1-2		220	50	29,5 à 34,5
1/3	5-6-7	4		0	55 à 62,5	44,5 à 47,5
18/3	6-7	4-5		0	225 à 300	72,5 à 119
28/3	8-9	3-4	2-3	0	225 à 300	72,5 à 119
		Th. tripartitus				
4/10	0	0		0		
4/11	4-5	2		10 à 20	45 à 50	29,5 à 35,5
30/11						
27/12	4-5	1-2		20	45	30,5
5/2	4	2-3		5	45 à 55	30,2 à 38,7
1/3	3-4	2			45 à 55	30,2 à 38,7
18/3	3-4	2			62,5	53,7

ovocytaire beaucoup plus lent à l'automne mais qui s'accompagne aussi de résorptions (2, parfois 3 ovocytes par ovariole). La maturation post-hivernale est également moins rapide que chez l'espèce précédente et ne s'accélère notablement qu'à partir du mois de mars. Lorsque les femelles éclosent, elles possèdent 2 à 3 ovocytes mûrs par ovariole. Chez *Th. tripartitus*, le développement en automne est légèrement plus précoce mais, de novembre à mars, la croissance est pratiquement arrêtée ; aussi n'y a-t-il qu'un pourcentage relativement faible d'ovocytes résorbés. Le développement reprend à partir de la fin du mois de mars et les femelles, en sortant du cocon, possèdent 1 à 2 ovocytes qui ont atteint leur taille maximum dans chaque ovariole. On constate ainsi, assez paradoxalement, que plus une espèce sort précocement au printemps, plus ses organes génitaux sont à un état de maturation avancé. L'espèce

la plus tardive, *Isurgus morionellus* qui éclot en mai et juin, possède rarement plus d'un ovocyte mûr par ovariole ou même parfois, les femelles ayant résorbé tous les follicules en vitellogenèse, ne possèdent aucun œuf mûr au moment de leur éclosion.

B. — ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DE L'INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE SUR LA FONCTION OVARIENNE

Nous avons vu dans le chapitre précédent que l'élimination de la diapause était directement conditionnée par la température. Les conditions thermiques subies par les *Thersilochina* durant cette période ont vraisemblablement une influence sur la fonction ovarienne. Une étude expérimentale systématique peut donc donner des informations précises sur les interactions physiologiques qui existent entre la diapause et la reproduction.

1° Étude de la fonction ovarienne en période de reproduction.

Pour avoir une idée exacte de l'influence de l'état de diapause sur l'évolution de la gonade femelle, il est nécessaire d'étudier auparavant les caractères de la fonction ovarienne en période d'activité imaginale. Pour cela, il est nécessaire d'obtenir des femelles qui aient subi leur diapause sans que les phénomènes ovariens simultanés se soient produits. Dès qu'elles entrent en période d'activité, de telles imagos manifestent une ovulation qui se déroule selon un rythme normal. Il est alors possible d'étudier ce dernier en pratiquant des dissections successives pendant le temps de la ponte de la femelle. Ce temps est très bref ; il est d'ailleurs le même quelle qu'ait été l'évolution antérieure de la diapause de l'Insecte.

Pour effectuer cette étude, l'élimination de la diapause des femelles a été obtenue par un séjour prolongé à une température égale au seuil thermique inférieur de maturation sexuelle (330 jours à 0°). Il doit néanmoins s'écouler ensuite un certain délai, mais dans ce cas très bref (6 jours à 20°), nécessaire à l'achèvement de la phase de « réactivation » avant que l'Insecte sorte de son cocon. Au moment de l'éclosion, celui-ci possède généralement 4 follicules organisés et 2 ovocytes en vitellogenèse par ovariole. Après un séjour de 24 heures à 20°, 50 p. 100 des ovarioles contiennent un œuf mûr. Après trois jours, on trouve partout un œuf mûr et, dans 50 p. 100 des cas, le deuxième ovocyte a atteint sa taille maximum. Il y a toujours moins de deux ovocytes en vitellogenèse par ovariole. Chacun d'eux a un volume sensiblement 7 fois plus élevé que celui qui le suit. Si t est son numéro d'ordre dans l'ovariole (0 étant le numéro d'ordre du plus grand ovocyte de volume Vo) nous avons la relation :

$$\text{Log } V_t = \text{Log } V_0 - t\text{Log } 7 = \text{Log } \frac{V_0}{7^t}.$$

Si l'on admet que, durant cette période de reproduction le débit de la chambre germinative est constant, les ovocytes d'ordre 1, 2, 3, 4 représentent la taille de l'ovocyte 1 aux temps T -t, T-2t, T-3 t (t représentant le temps qui sépare deux pontes ovariques). La courbe de croissance s'exprime alors par la formule :

$$V = v \times 7^t \text{ (v étant le volume initial).}$$

Comme l'avait observé JOLY en 1945, l'ovule atteint son volume normal selon une loi exponentielle, c'est-à-dire qu'à chaque unité de

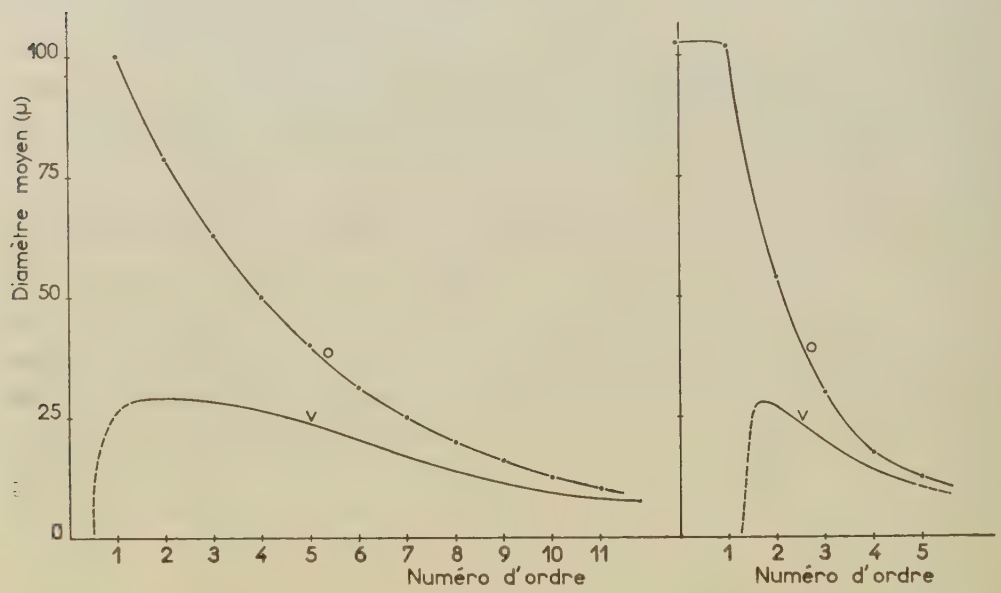

FIG. 25. — Taille des ovocytes (O) et des cellules vitellines (V) en fonction du numéro d'ordre du follicule dans l'ovariole (à gauche : profil ovarique en période de diapause ; à droite : profil ovarique en période de reproduction).

temps t (rythme de ponte), l'augmentation est proportionnelle au volume acquis à la fin du temps précédent. La taille relative des divers ovocytes d'une même ovariole se déduit de la relation précédente.

$$\text{Log } V_2 = \text{Log } V_1 - \text{Log } 7.$$

Si D est le « diamètre moyen » d'un ovocyte, nous avons :

$$\text{Log } (D_2)^3 = \text{Log } (D_1)^3 - \text{Log } 7.$$

$$\text{Log } D_2 = \text{Log } D_1 - \frac{\text{Log } 7}{3} = \text{Log } D_1 - 0{,}28.$$

$$D_2 \# \frac{D_1}{2}$$

Chaque ovocyte a un « diamètre moyen » sensiblement égal à la moitié de celui qui le précède. Lorsque le premier a atteint sa taille

maximum soit 110 μ, le deuxième mesure 55 μ, le troisième 28-29 μ, le quatrième 15,4 μ (fig. 25). Le dépôt de vitellus commençant lorsque la taille excède 20 μ, il n'y a jamais plus de deux ovocytes en vitellogenèse par ovariole.

Le rythme de ponte (*t*) dépend essentiellement de la température : à 20°, il correspond à 1 œuf tous les 1 à 2 jours ; à 15°, à 1 œuf tous les 2 à 4 jours ; à 10°, à 1 œuf tous les 4 à 8 jours ; à 5°, à un œuf tous les 10 à 20 jours. Ce rythme semble ne pouvoir se conserver durant la totalité de la vie imaginale, pourtant très brève. Les adultes ne s'alimentent pratiquement pas et la maturation s'effectue presque uniquement aux dépens des réserves adipeuses évidemment fort épuisées durant la diapause. Rapidement, il apparaît des phénomènes de résorption ovocytaire. En fin de compte, le nombre d'œufs produits durant la vie imaginale n'excède pas 2 à 3 par ovariole.

2° Étude de la fonction ovarienne en période de diapause.

Comme il a été dit plus haut (p. 542) les cellules germinales évoluent au cours de la diapause. Pendant cette période, si on mesure le dernier ovocyte des ovarioles observées dans des individus disséqués à des dates régulièrement échelonnées, on obtient des valeurs qui expriment d'une manière apparente la croissance des cellules sexuelles. Il convient, bien entendu, de distinguer la courbe de croissance ainsi établie de celle donnant la croissance réelle d'une même cellule sexuelle. En effet, dans la mesure où il se produit, comme on le sait, des résorptions périodiques, l'ovocyte qui présentait la taille la plus grande (ovocyte d'ordre I) à une date donnée peut avoir été ultérieurement détruit et c'est l'ovocyte d'ordre II ou III qui a pris sa place à la base de l'ovariole (cf. Joly, 1945).

Élevage à différentes températures constantes.

Examinons d'abord le cas de *Th. melanogaster*. Dès son entrée en diapause, c'est-à-dire à la mue imaginale, il est possible de déclencher la différenciation des follicules et la vitellogenèse en soumettant l'Insecte à une température supérieure à 0°. Selon le degré de température ambiante adopté et en fonction de celle-ci, les phénomènes évoluent de façon totalement différente (fig. 26).

A 5°, la croissance ovocytaire apparente s'accélère progressivement au fur et à mesure de l'élimination de la diapause mais reste cependant beaucoup plus lente qu'en période d'activité. En fait, au bout de 60 jours, la vitellogenèse n'est même pas ébauchée et, en fin de période d' « hibernation » (120 à 140 jours), le plus gros ovocyte n'atteint encore que le vingtième du volume définitif de l'œuf. Celui-ci ne sera

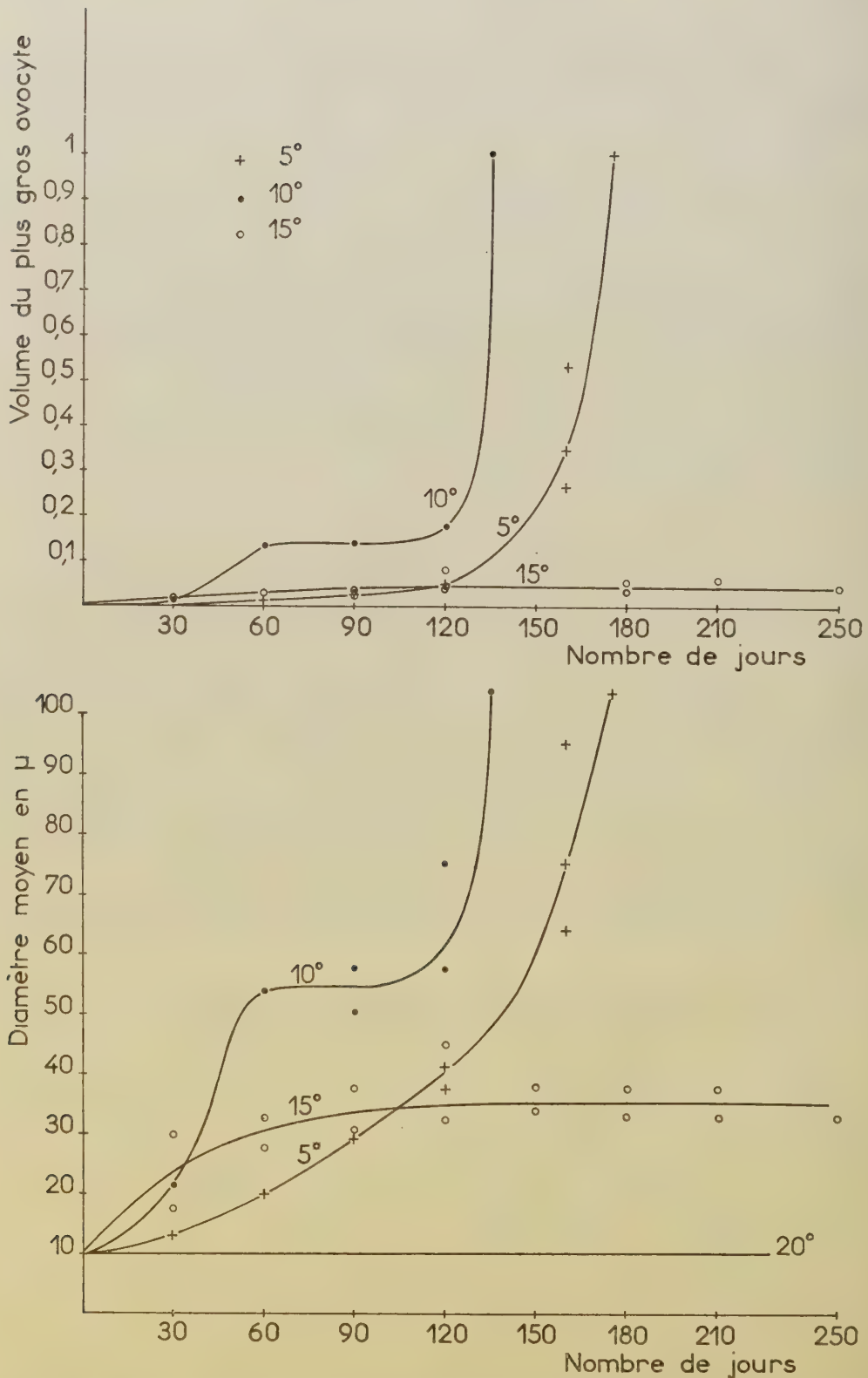

FIG. 26. — Croissances volumétrique (en valeur ralative) et linéaire (diamètre moyen) de l'ovocyte apparemment de premier ordre pour des *Th. melanogaster* élevés à différentes températures constantes depuis leur entrée en diapause.

atteint que vers le 170e jour, soit vers la fin de la période de « réactivation », quelques jours avant que l'imago sorte de son cocon.

A 10°, les ovules ont initialement une croissance apparente plus rapide qu'à 5°. C'est ainsi qu'au 60e jour, la taille du plus gros ovocyte est déjà supérieure à celle qu'il peut atteindre au bout de 120 jours à la température la plus basse. Mais, à partir du 60e jour, l'accroissement cesse complètement pour finalement reprendre, à partir du 100e jour, avec une vitesse de plus en plus grande.

A 15°, la croissance, à son début, est encore plus rapide qu'à 10° mais la période d'arrêt qui suit ne s'installe pas au même moment pour tous les individus : précoce pour certains (30e jour), relativement tardive pour d'autres (60e jour). En outre, par rapport à la croissance des ovocytes à 10°, celle qui est acquise à 15° est moindre au moment où la période d'arrêt s'installe. Cette hétérogénéité de réactions n'est que l'indicatif de divergences plus profondes, car, à cette température, la diapause est bloquée et la croissance apparente des ovocytes stabilisée jusqu'à l'épuisement des réserves de l'Insecte. En effet, très rares sont ceux qui reprennent leur activité.

A 20°, aucune croissance ovocytaire n'est possible. A cette température, l'ovaire reste indéfiniment à l'état immature ; tout au plus, constate-t-on un début de différenciation d'un ou deux follicules.

En résumé, dans les limites thermiques supérieure et inférieure de la maturation sexuelle, il existe un parallélisme très étroit entre l'action d'une température donnée sur la croissance ovocytaire d'une part et sur le déroulement de la diapause d'autre part. Les particularités du fonctionnement ovarien reflètent fidèlement, sur le plan anatomique, les modifications physiologiques qui président à l'élimination de la diapause. La phase d' « hibernation » correspond à une période où l'accroissement apparent des cellules sexuelles est extrêmement lent et se trouve inhibé de façon d'autant plus précoce et plus intense que la température est plus élevée. Par contre, en phase de « réactivation », le développement des ovocytes prend une allure de plus en plus rapide. Il atteint sa vitesse normale, c'est-à-dire celle qui existe en période de reproduction, au moment de l'éclosion de l'Insecte parfait.

Joly a montré que chez le Dytique, le débit de la chambre germinative et la croissance ovocytaire sont identiques en période d'hibernation et en période de reproduction mais, dans le premier cas, tous les ovocytes qui atteignent une taille donnée sont périodiquement détruits, leur croissance est donc apparemment nulle lorsqu'on prend comme référence le premier et le plus gros d'entre eux. Dans le cas des *Thersilochina*, les modifications apportées par l'état de diapause au fonctionnement ovarien sont beaucoup plus complexes.

A 5°, nous n'avons presque jamais constaté de résorption, ce qui implique que l'ovocyte de premier ordre a mis réellement 170 jours pour effectuer sa maturation. La vitellogenèse, à elle seule, a exigé les 100 derniers jours alors qu'en période d'activité et à la même température, elle s'effectue en 30 jours. Nous devons en déduire que l'état de diapause provoque chez les *Thersilochina* un ralentissement de la croissance réelle des cellules sexuelles. Par ailleurs, l'augmentation du volume de l'ovocyte répond toujours à une loi de proportionnalité (voir p. 546) mais celle-ci n'est pas constante car c'est une croissance géométrique dont la raison s'accroît en fonction du degré de réactivation. En d'autres termes, il se produit au fur et à mesure de l'élimination de la diapause, une accélération continue des phénomènes de croissance. Cette évolution provoque un écourtement progressif de la durée de la vitellogenèse pour les ovocytes successifs d'une même ovariole (fig. 27) :

$$I = 200 \text{ j.}, II = 65 \text{ j.}, III = 50 \text{ j.}, IV = 40 \text{ j.}, V = 35 \text{ j.}$$

Le début de la chambre germinative est lui-même ralenti en période de diapause. En effet, à la température de 5°, en période d'activité, ce débit correspond à un ovocyte tous les 10 à 20 jours. La diapause ayant une durée moyenne de 185 jours, on devrait dénombrer jusqu'à 18 follicules par ovariole au moment de l'éclosion ; en fait, il n'en existe pas plus de 9. Le rythme de ponte ovocytaire, d'abord très lent, s'accélère d'ailleurs au fur et à mesure de l'élimination de la diapause(fig. 27). Mais le débit de la chambre germinative est moins influencé par l'état de diapause que la croissance ovocytaire si bien qu'il y a en définitive, dans chaque ovariole, davantage d'ovocytes en vitellogenèse en période de diapause qu'en période de reproduction.

Comme il existe durant la phase d' « hibernation » une certaine corrélation entre l'accélération du débit de la chambre germinative et celui de la croissance ovocytaire, le rapport volumétrique des différents ovocytes d'une même ovariole, reste sensiblement constant. Quelle que soit la température d'élevage, le volume d'un ovocyte est alors sensiblement égal au double de celui qui le précède. Si t est le numéro d'ordre, nous avons la relation $\text{Log } V_t = \text{Log } V_0 - t \text{ Log } 2$, ce qui donne le rapport volumétrique et linéaire suivant :

n° d'ordre de l'ovocyte....	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
diamètre moyen (μ).....	100	79	63	50	40	31,2	25	20	16
volume relatif .	1000	500	250	125	62	31	15	7,5	3,75

Les follicules, dans tous les cas, se différencient lorsque la taille des ovocytes atteint 15 à 16 μ et c'est entre 20 et 25 μ que la vitellogénèse se manifeste ; en conséquence, lorsque l'ovocyte d'ordre I atteint

sa taille maximum, il y a environ 9 follicules dans l'ovariole et 6 à 7 ovocytes en cours de vitellogenèse.

Lorsqu'on dissèque, au cours de leur période de reproduction, des Insectes qui ont effectué leur diapause à 5°C, température à laquelle aucune perte de gonocytes ne s'est produite, on s'aperçoit que, dans la majorité des cas, la chambre germinative est complètement vide. Tous les ovocytes sont alors organisés en follicules. Cette observation nous permet de conclure que la fécondité potentielle de ces Hyménoptères est relativement peu élevée. Elle varie de 10 à 16 ovocytes par ovariole avec une moyenne de 13.

TABLEAU XVI

Croissance ovocytaire de Th. melanogaster élevés à différentes températures constantes.

T°C	Nombre de jours	Nombre de follicules individualisés	Nombre d'ovocytes en vitellogenèse	Nombre d'ovocytes mûrs	Pourcentage de résorption	Taille du plus gros ovocyte longueur (µ)	Taille du plus gros ovocyte diamètre moyen (µ)
5	15	1-2	0		0		12,5
	30	2	0		0		15
	60	3-4	0		0	20	20
	90	3-4-5	1		0 à 10	25 à 30	25 à 30
	120	6-7	3-4		0	37,5 à 50	32,5 à 37,5
	160	7-9	6-7		0	80 à 122	66 à 84,2
		8-9	7	1	0	260 à 300	102 à 108
	sortie	8-9	3-4	4	0	260 à 300	102 à 108
10	15	1-2	0		0		
	30	3-4	0		0	25	21,5
	60	6-7	4-5		20 à 33	65 à 75	53,7
	90	6-7	5		100	50 à 80	50 à 57,5
	110	6-7	5-6		115 à 150	75 à 100	57,5 à 75
	sortie	6-8	5-6	3	0	260 à 300	102 à 108
15	15						
	30	2-5	0-1		0 à 50	17,5 à 37,5	17,5 à 30
	60	4-5	1-2		50 à 100	32,5 à 37,5	27,5 à 32,5
	90	4-5	1-2-3		100 à 150	32,5 à 37,5	30,7 à 32,5
	120	4-5-6	2-3		200	45 à 50	32,5 à 45
	150	3-4-5	2-3		0	37,5 à 42,5	33,7 à 37,5
	180	1-5	1-3		0	37,5 à 42,5	33,5 à 37,5
	210	0-5	0-2		0	37,5	32,5 à 37,5
	250	0-4	0-1		0	37,5	32,5

Chez les Insectes exposés à une température de 10°, on retrouve en période de diapause une adaptation du fonctionnement ovarien sensiblement identique à celle observée à 5°. Il y a une augmentation du nombre d'ovocytes en vitellogenèse, le volume de chacun étant sensiblement égal à la moitié du volume de celui qui le précède. Toutefois, à cette température, la croissance ovocytaire est telle que, dès le 60e jour, soit en phase d' « hibernation », l'ovocyte I atteint une taille comparable à celle qui est atteinte à 5°, par le même ovocyte, vers le 140e jour soit en phase de « réactivation ». Or, nous avons vu que l'augmentation

de volume était exprimée par une relation exponentielle. En phase d' « hibernation », l'équilibre entre les besoins de l'ovocyte et les disponibilités métaboliques immédiates ne peut devenir que de plus en plus précaire. On observe alors une série de phénomènes qui ont pour origine ce déficit de maturation : tout d'abord le rapport volumétrique entre l'ovocyte I et l'ovocyte II, égal à deux à l'origine, diminue brusquement ; ensuite, les cellules vitellines puis l'ovocyte de premier ordre finissent par se résorber.

Nous avons constaté, comme JOLY, que les phénomènes de résorption apparaissaient avec une certaine périodicité. Cet auteur attribue

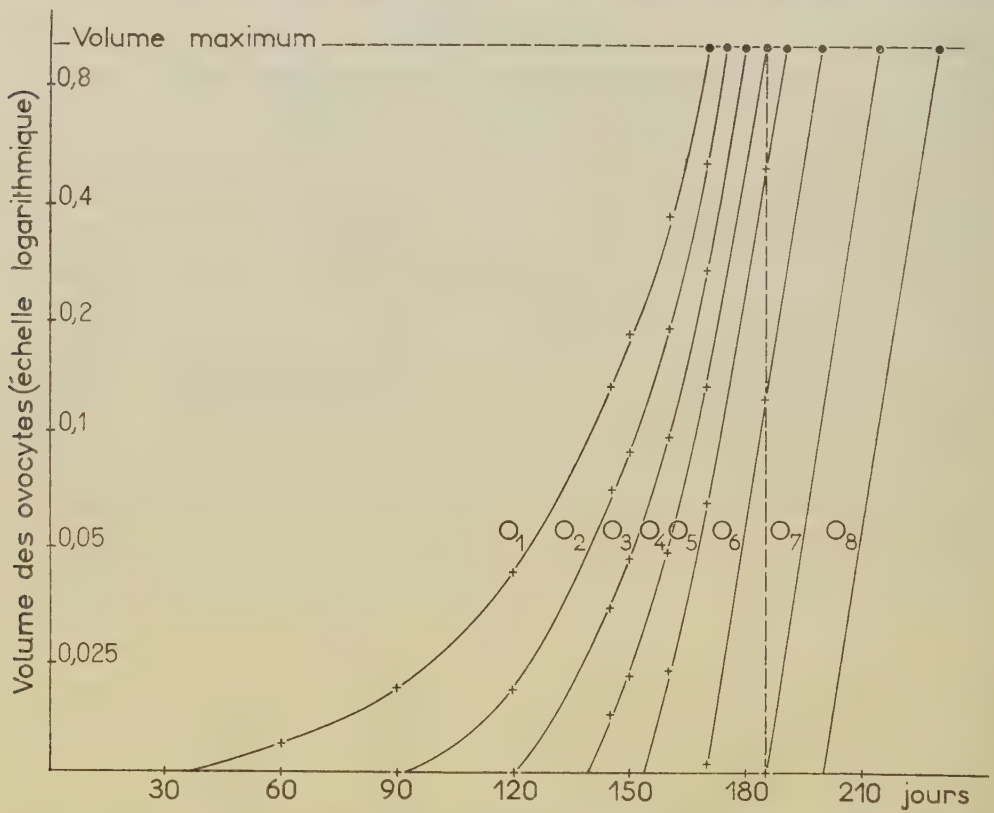

FIG. 27. — Croissance volumétrique (en valeur relative) des différents ovocytes d'une même ovariole en période de diapause (à gauche de la ligne verticale) et en période de reproduction (à droite) pour des *Th. melanogaster* élevés à 5°C depuis leur entrée en diapause.

ce rythme au caractère cyclique de l'activité secrétoire des *corpora allata* ; ces glandes endocrines produisent une hormone qui empêche la dégénérescence ovocytaire.

Dans le cas des *Thersilochina*, les causes de cette périodicité semblent différentes. On constate que plus la destruction de l'ovocyte I est ancienne, plus la taille de l'ovocyte II est élevée ; comme il existe un rapport volumétrique assez constant entre les différents ovocytes d'une même ovariole, ce fait implique que ce sont les ovocytes les plus grands qui

se résorbent les premiers. En outre, il y a très peu d'hétérogénéité dans la taille des cellules sexuelles homologues dans les différentes ovarioles si bien que les dégénérescences gagnent presque simultanément l'ensemble des ovocytes de premier ordre. Au moment de sa dégénérescence, la taille de l'ovocyte I est nettement supérieure à celle de l'ovocyte II et l'accroissement de ce dernier est très lent. Les phénomènes de dégénérescence vont alors disparaître pendant un laps de temps relativement long jusqu'à ce que les ovocytes II atteignent à leur tour le volume critique. Mais, dans l'intervalle, l'élimination de la diapause se poursuit et le niveau de l'intensité du métabolisme s'élève si bien que le volume des ovocytes est de plus en plus élevé lorsque les cycles de dégénérescence apparaissent. Ceux-ci disparaissent complètement dès le début de la phase de « réactivation » alors que l'intensité du métabolisme est suffisante pour que les besoins minima de l'ovocyte soient couverts jusqu'au terme ultime de la croissance.

Une température de 15° tend à accélérer les phénomènes de croissance ovocytaire alors qu'elle ralentit fortement l'élimination de la diapause. Par suite de ces actions antagonistes, les phénomènes de résorption vont apparaître très précocement (30e jour) et porter sur des ovocytes dont le volume est réduit (30 μ). Comme dans la majorité des cas, la diapause ne peut être éliminée à cette température, les désorganisations vont se poursuivre périodiquement à un stade de développement ovocytaire sensiblement constant. Une température de 20° qui bloque l'élimination de la diapause et la croissance ovocytaire, maintient l'ovaire dans son état immature et il n'y a alors aucune dégénérescence ovocytaire.

Joly a utilisé trois méthodes pour préciser le rythme de résorption folliculaire : le marquage des ovocytes et la greffe des *corpora allata* s'avèrent inapplicables à des Insectes d'aussi petite taille que ces Hyménoptères ; nous avons vu d'autre part que, contrairement au Dytique, le débit de la chambre germinative de ces Hyménoptères n'est pas le même en période de diapause et en période d'activité. Enfin, dans le calice des ovarioles, il est impossible de dénombrer les *corpora lutea* car ils disparaissent plus ou moins rapidement.

Nous avonc donc utilisé une autre méthode basée sur des observations (mentionnées p. 551) qui mettent en cause le nombre extrêmement réduit d'ovocytes contenus dans la chambre germinative (13 en moyenne). Comme, entre 0 et 20°, la chambre germinative peut débiter des ovocytes de façon continue, il arrive un moment où celle-ci est complètement vide. Si le pourcentage de résorption est suffisamment élevé, une partie plus ou moins importante du vitellarium est elle-même dépourvue de follicules. Il est alors facile de dénombrer les cellules sexuelles qui se trouvent à la base des ovarioles ou dans les oviductes et d'en

déduire l'importance numérique des résorptions (cas d'Insectes en diapause maintenus pendant 130 à 160 jours à 15°). Par contre, tant qu'il subsiste des ovocytes dans la chambre germinative, on ne peut utiliser cette méthode de dénombrement. C'est pourquoi, après un séjour de durée variable à une température initiale quelconque, les Insectes sont placés à 5°. On sait qu'à cette température, il n'y a pratiquement pas de désorganisation ; par ailleurs, la croissance ovocytaire est suffisamment importante pour que tous les ovocytes finissent par s'organiser en follicules au cours de la vie imaginale (p. 551). Il est alors facile de les dénombrer et d'en déduire l'importance numérique des résorptions à la température initiale de l'élevage (fig. 28).

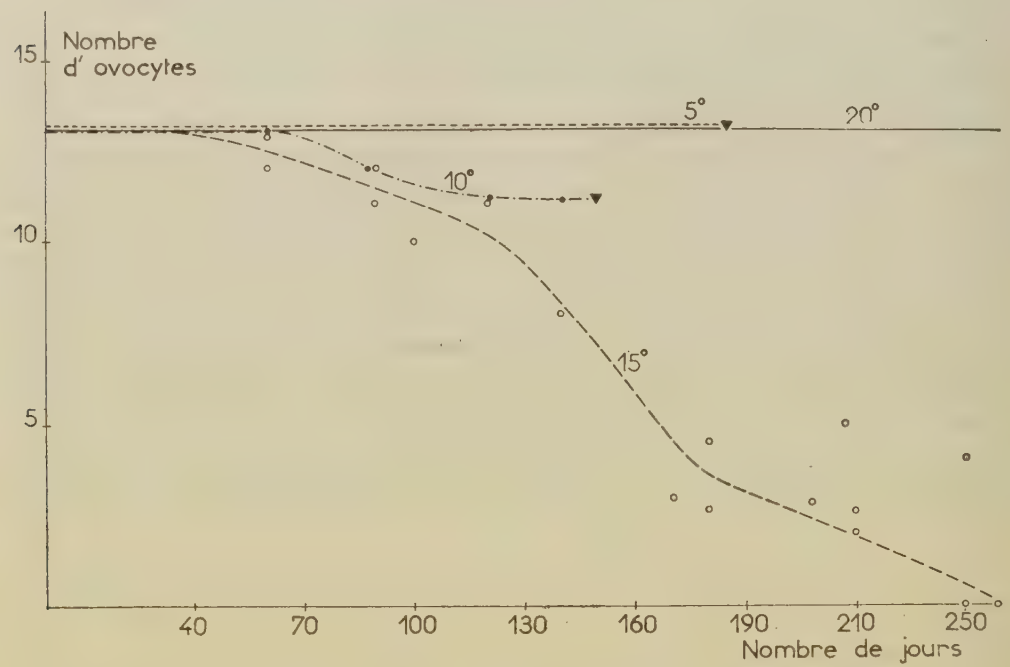

FIG. 28. — Action comparée de différentes températures constantes subies au cours de la diapause sur la fertilité des femelles de *Th. melanogaster*.

Lorsque l'élimination de la diapause s'effectue à une température constante de 10°, il n'y a jamais plus de 2 à 3 ovocytes détruits dans chaque ovariole. Le rythme de résorption est donc bien inférieur au rythme de ponte en période d'activité (p. 547). Le potentiel de reproduction n'en est pas affecté puisqu'il reste, rappelons-le, un nombre de cellules sexuelles supérieur à celui que l'Insecte est capable d'amener à maturité. A 20°, la réserve d'ovocytes est intégralement conservée même après un séjour prolongé à cette température. Par contre, 15° s'avère être une température critique ; au début, le taux de résorption est assez faible en raison de la croissance excessivement lente des cellules ; par la suite, à partir du 150e jour, les désorganisations ont une fréquence de plus en plus accentuée et s'étendent à plusieurs ovocytes d'une même ovariole ;

ce phénomène peut être expliqué par la trop longue durée du développement des ovocytes et également par un épuisement de plus en plus accentué des réserves adipeuses. Enfin, à partir de 250 jours, la plupart des femelles sont complètement stériles (fig. 28).

Les particularités du fonctionnement ovarien, principalement durant la phase d' « hibernation », ont une incidence profonde sur la reproduction des Insectes. Tout d'abord, la fertilité ne sera pas la même selon la température subie au cours de la diapause. Les conditions thermiques optimales sont assez paradoxalement réalisées par le séjour à des températures, soit très basses (0 à 5°), soit très élevées (20°). Par contre, un séjour prolongé à 15° amène généralement une stérilité totale.

Par ailleurs, selon les conditions thermiques dans lesquelles l'élimination de la diapause a été effectuée, l'état de maturation des femelles est profondément modifié à la sortie du cocon. En raison des particularités de la loi de croissance ovocytaire et du débit ovarique en période de diapause, le séjour continu à 5° permet l'accumulation de 5 à 7 ovocytes en vitellogenèse dans chaque ovariole. Parmi ceux-ci, 4 acquièrent une taille qui atteint ou même dépasse 50μ au moment où se termine la phase de « réactivation » (fig. 27). En conséquence pendant le temps *t* nécessaire pour qu'un ovocyte passe de 50 μ à la taille maximum en période de reproduction, ce n'est pas un mais quatre œufs qui arriveront à maturité. Il s'accumulera ainsi, chez la femelle, 128 à 220 œufs à la base des ovarioles au cours des quelques jours qui précèdent ou suivent l'éclosion de *Th. melanogaster*.

L'action d'un séjour continu à 10° va, par contre, modifier l'état de maturation des femelles au moment de leur sortie du cocon par suite de la résorption des premiers ovocytes et de l'écourtement de la phase d' « hibernation » qui réduisent le nombre d'œufs amenés à maturité. Enfin, à 15°, seules quelques femelles réussissent à éclore ; l'apparition de la phase de « réactivation » est très brutale et, durant toute la phase d' « hibernation », l'accroissement des ovocytes a été pratiquement arrêté à un stade très précoce de leur développement. Au moment de l'éclosion, on observe, soit des ovaires immatures (taille du plus gros ovocyte : 30μ), soit un seul ovocyte ayant atteint la taille maximum alors que le deuxième est demeuré très petit.

On peut donc conclure que ce sont les Insectes élevés à des températures relativement basses, qui possèdent le maximum d'œufs mûrs au moment de l'éclosion.

Les phénomènes sont sensiblement identiques chez les autres *Thersilochina* et notamment chez *Th. fulvipes*. La seule différence réside dans le fait que la croissance de l'ovocyte, en phase d' « hibernation » est nettement moins rapide que chez *Th. melanogaster*. A 5°, comme

chez cette dernière espèce, il n'y a pas de résorption ovocytaire mais la vitellogenèse apparaît seulement vers le 150e jour. A 10°, les phénomènes de dégénérescence se manifestent chez les ovocytes en voie d'évolution à partir du 60e jour et durent jusqu'au 150e jour environ. Pendant cette période, les ovocytes qui entrent en résorption, ont des tailles de plus en plus grandes. Celles-ci, évaluées selon le « diamètre moyen », sont de 20 μ à 60 jours, 29 μ à 90 jours, 42, 5 μ à 120 jours, 63 μ à 150 jours. Quant à la vitellogenèse, elle s'installe à partir du 80e jour alors que l'Insecte est encore en phase d' « hibernation ». A 15°, la croissance est bloquée dès que l'ovocyte atteint 17,5 μ, c'est-à-dire avant la vitellogenèse. A 20 °, il n'y a pas de différenciation cellulaire (fig. 29).

TABLEAU XVII

Croissance ovocytaire de Th. fulvipes élevés à différentes températures constantes.

T°C	Nombre de jours	Nombre de follicules individualisés	Nombre d'ovocytes		Pourcentage de résorption	Taille du plus gros ovocyte	
			en vitellogenèse	mûrs		longueur (μ)	diamètre moyen (μ)
5	90	0	0		0		
	120	2-3	0		0	25	20
	155	2-3-4	0-1		0	30 à 40	25 à 30
	182	5-6	2		0	55	43 à 45
	220	8	3-4	1	0	225 à 300	100 à 110
	sortie	7-8	3-4	3	0	225 à 300	100 à 110
10	30	1	0		0		
	60	2-3-4	0		10 à 12	20	20
	90	4-5	1-2		35	22,5 à 37,5	22,5 à 29
	120	3-4-5	0-1 à 2-3		33 à 50	22 à 55	21,9 à 42,5
	150	4-5	2-3		25 à 30	65 à 83	50 à 63
	180	6	2-3	1	0	225 à 300	100 à 110
15	30	1-2	0		0		
	60	1-2	0		20		
	90	1-2-3	0		25		17,5
	120	1-2-3	0		100		17,5
	150	2-3-4	0		100		17,5

Élevage à des températures alternées (cas de *Th. melanogaster*).

L'expérimentation porte tout d'abord sur le rôle de deux températures successives : la première 0°, la deuxième 10°.

Lorsque la durée du séjour à la basse température n'excède pas une centaine de jours et que, après ce temps, les femelles achèvent leur diapause à 10°, au moment de la sortie du cocon, les ovaires ont un aspect semblable à celui qui est obtenu lorsque la diapause s'est entièrement déroulée à 10°. En somme, le séjour initial à 0° n'a eu aucune action sur les phénomènes physiologiques de la diapause.

Mais, si le séjour à la basse température se prolonge au-delà de

100 jours, les phénomènes physiologiques de la phase de « réactivation » sont accélérés et le sont d'autant plus que la durée du séjour à 0° se prolonge. Ceci, bien entendu, dans les limites assez imprécises qui peuvent atteindre 250 à 300 jours. Ces basses températures qui bloquent l'évolution des cellules germinales et accélèrent progressivement la réactivation

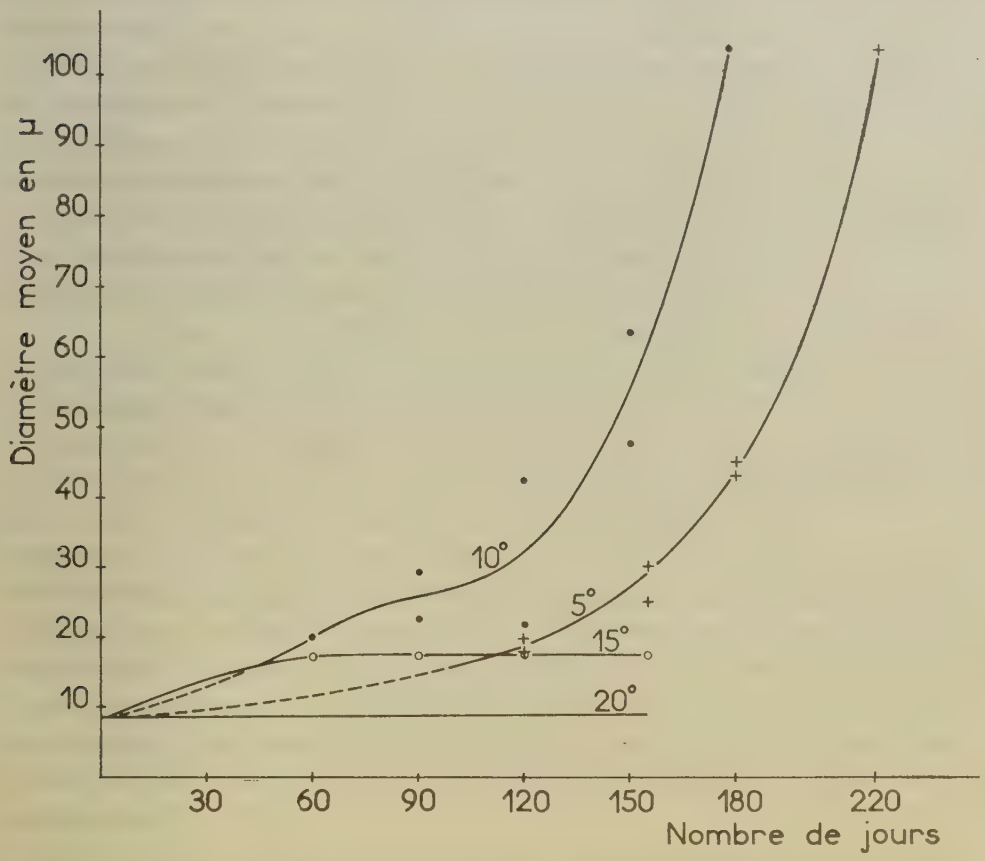

FIG. 29. — Croissance linéaire (diamètre moyen) de l'ovocyte apparemment de premier ordre pour des *Th. fulvipes* élevés à différentes températures constantes depuis leur entrée en diapause.

ont pour effet de porter l'ovaire dans un état de fonctionnement comparable à celui d'une femelle en période de ponte. Après avoir passé 250 jours à 0°, c'est-à-dire lorsque la phase d' « hibernation » s'est entièrement déroulée à cette température, les femelles sont immatures au moment de leur sortie du cocon et ne possèdent pas plus de deux ovocytes en cours de vitellogenèse. Le profil ovarique est sensiblement identique à celui de la période de reproduction (fig. 25, p. 546).

Il y a donc un parallélisme étroit entre les caractères de la diapause (chapitre III) et ceux du fonctionnement ovarien. Au fur et à mesure de l'élimination de la diapause, la croissance ovocytaire se rapproche de plus en plus du type observé en période d'activité. Les observations effectuées à différentes températures alternées (0-5, 0-10, 0-15) nous

permettent de souligner qu'il n'y a aucune corrélation entre la reprise d'activité et un stade défini du développement des gonades.

Si les alternances de températures sont inversées (passage de 20° à 10°), les Insectes sortent du cocon avec un minimum de 1 à 2 œufs mûrs et de 3 à 5 ovocytes en vitellogenèse par ovariole ; le profil ovarique, c'est-à-dire la courbe qui exprime la taille des ovocytes en fonction de leur place respective dans l'ovariole, est sensiblement voisin de celui d'un Insecte qui a passé sa diapause à 10°, quelle que soit la durée du séjour à la température élevée. L'alternance 15-10° a un effet sensiblement analogue à celle de 20-10° mais la stérilité de plus en plus accentuée des femelles perturbe les résultats. En effet, chez les Insectes conservés plus de 190 jours à 15°, il ne reste que deux à trois ovocytes dans chaque ovariole (voir fig. 28). Au moment où les adultes éclosent, ces cellules reproductrices ont atteint leur taille maximum.

Ces résultats confirment que le séjour initial à une température élevée permet seulement une évolution très faible de la diapause de l'Insecte qui se maintient dans l'état physiologique où il se trouvait au moment de la mue imaginale.

Le cas le plus démonstratif se rapporte à une alternance 10-20° qui comporte le rythme suivant : dès son début et pendant 100 jours les femelles de *Th. melanogaster* sont maintenues à 10° pour être ensuite ramenées à 20°.

L'état physiologique conditionné, au premier temps de l'expérience, par la durée du séjour à 10° provoque une importante croissance ovocytaire ainsi qu'il est dit p. 549. Mais l'état de diapause n'est jamais rigoureusement identique chez tous les individus, si bien qu'au deuxième temps de l'expérimentation, la température élevée de 20° appliquée brutalement après une durée de séjour à 10° très voisine de la limite de réactivation, a des effets différents d'un Insecte à l'autre.

Pour certains d'entre eux, il a suffi de 100 jours à 10° pour que leur « hibernation » soit presque complètement effectuée et le passage à 20° correspond à un choc thermique suffisant pour provoquer leur sortie du cocon dans un délai de 5 à 6 jours.

Pour d'autres, qui sont les plus nombreux et dont l'état de diapause est plus accentué, la phase d' « hibernation » n'est pas encore terminée lorsque le séjour à 10° est arrivé à son terme. Ramenés à 20°, ces Insectes restent indéfiniment en diapause. Mais si le stage à 20° est limité à une vingtaine de jours par exemple et si on effectue un retour à 10°, la diapause est peu à peu rompue. Ces Insectes sortent en effet de leur cocon dans un délai de 87 à 132 jours. Ces temps de réactivation sont extrêmement longs si on les compare à ceux qui sont habituellement observés (26 à 51 jours) lorsque les Insectes sont maintenus à la température

constante de 10°. L'alternance 10-20° provoque donc un renforcement de l'état de diapause de ces Insectes.

Si on les dissèque 10 à 20 jours après leur passage à 20°, on constate que tous les follicules en vitellogenèse sont complètement désorganisés et en voie de résorption. On note toutefois d'assez grandes différences dans l'évolution ovarienne des femelles. Chez la plupart d'entre elles, les ovaires sont retournés à un état semblable à celui qui existe lors de l'entrée en diapause. Par contre, chez quelques individus, on observe la présence, à la base des ovarioles et dans le calice, d'œufs qui ont atteint leur taille maximum et qui ont même formé leur chorion ; de ce fait, ils n'ont pu être résorbés en même temps que les follicules. Ces œufs ont un diamètre moyen de 100 à 110 μ alors que la taille maximum des ovocytes à la fin de la phase d' « hibernation » est de 50 à 75 μ. Par rapport à ces derniers, leur volume est de 2,5 à 8 fois plus élevé.

Ces observations permettent de supposer que l'exposition à une température élevée n'a pas provoqué immédiatement un renforcement de la diapause chez tous les individus qui n'ont pu être réactivés. Pour ceux qui se trouvaient suffisamment près de la fin de l' « hibernation », il y a eu stimulation passagère du métabolisme et des phénomènes de croissance ovocytaire mais cette stimulation n'a pas été suffisamment durable pour permettre l'éclosion des Insectes.

De telles températures alternées qui sont caractérisées par une exposition brutale à la chaleur en fin d' « hibernation » et qui amènent le plus souvent une dégénérescence complète des ovocytes en vitellogenèse, provoquent, de toute évidence, une diminution sensible de la fécondité potentielle des femelles. Si bien que lorsque celles-ci sont réactivées par une température plus basse, elles ne possèdent plus que 2 à 3 ovocytes par ovariole.

C. — CONCLUSIONS

L'arrêt d'activité au stade imaginal des *Thersilochina* ne correspond pas obligatoirement à un blocage du développement des gonades. La fonction ovarienne est susceptible de s'adapter dans une certaine mesure aux conditions physiologiques particulières à l'état de diapause.

Le débit de la chambre germinative et la croissance ovocytaire, tout d'abord fortement ralentis, s'accélèrent au fur et à mesure de l'élimination de la diapause. En phase d' « hibernation », de hautes températures tendent à stimuler les phénomènes de croissance ovocytaire alors qu'ils ralentissent et même empêchent l'augmentation du métabolisme (température supérieure à 10°). L'antagonisme de ces deux réactions entraîne fatalement un déséquilibre dans la poursuite de l'évolution ovarienne dont l'activité est freinée par la carence du métabolisme d'où, d'une part, arrêt de développement des ovocytes à une étape de leur

croissance d'autant plus précoce que la température est plus élevée et, d'autre part, résorption périodique des ovocytes les plus avancés. En phase de « réactivation », quelle que soit la température, ces dégénérescences disparaissent brutalement et la croissance ovocytaire devient de plus en plus rapide. En conséquence, les conditions thermiques qui président à l'achèvement de la phase d' « hibernation » et qui ont tant d'influence sur le comportement ovarien, modifient notablement la fécondité et l'état de maturation des femelles au moment de leur éclosion.

Les résultats expérimentaux nous permettent donc d'interpréter les faits que nous avons observés dans les conditions naturelles. Au moment de l'entrée en diapause de *Th. melanogaster*, ce sont les conditions thermiques trop élevées (T = 20°) qui bloquent la fonction ovarienne. Au cours des mois de septembre et d'octobre, la température diminue progressivement (15° puis 10°) et favorise alors l'organisation rapide des follicules et la croissance ovocytaire. Les ovocytes atteignent ainsi une taille importante alors que la diapause est encore très accentuée. Il apparaît aussitôt des phénomènes de résorption. Toutefois, l'abaissement de la température au cours des mois suivants, tout en permettant une élimination rapide de la diapause, ralentit de plus en plus la fréquence des dégénérescences ovocytaires. Finalement, il n'y aura pas plus de 2 à 3 ovocytes détruits dans chaque ovariole, ce qui n'affecte pas le potentiel de reproduction des femelles. Le sens et les limites de variations des conditions thermiques qui président à l'achèvement de la phase d' « hibernation » sont donc très favorables à la croissance ovarienne. Elles permettent, d'une part, une élimination rapide de la diapause et, d'autre part, stimulent d'abord le développement des jeunes ovocytes puis le ralentissent de plus en plus à un stade de leur évolution où il pourrait se produire un déséquilibre trop accusé entre les besoins de croissance de ces cellules et les disponibilités immédiates apportées par une reprise du métabolisme de l'Insecte. Lorsque s'achève la phase d' « hibernation », le profil ovarique est identique à celui de femelles soumises constamment aux conditions thermiques les plus favorables à la maturation sexuelle (5° à 10°). En conséquence, les femelles possèdent déjà plusieurs centaines d'œufs en fin de développement (3 à 4 œufs par ovariole) au moment de leur éclosion (février-mars). Les particularités physiologiques de la croissance ovocytaire de l'Insecte en diapause permettent alors à ces Hyménoptères de faire preuve, dès leur sortie du cocon, d'une activité parasitaire intense malgré l'existence de conditions climatiques ambiantes du moment très défavorables à la croissance ovocytaire de l'imago actif.

La diapause de *Th. fulvipes* se situe sensiblement à la même époque que celle de *Th. melanogaster*. Durant la phase d' « hibernation », la croissance ovocytaire de cette espèce est moins importante que pour

l'espèce précédente et les ovocytes sont résorbés alors qu'ils ont une taille sensiblement plus faible. Cette particularité est peut-être liée au fait que cette espèce a une diapause plus accentuée. Au moment de l'éclosion, *Th. fulvipes* ne possède pas plus de 2 à 3 œufs mûrs dans chaque ovariole.

En ce qui concerne *I. morionellus*, nous avons vu que cet Insecte subit, à la fin de la phase d' « hibernation », des températures voisines de 15°. Ces conditions thermiques élevées sont très défavorables à la croissance ovocytaire et provoquent un écourtement brutal de la phase d' « hibernation ». Lorsque ces Insectes éclosent, ils sont souvent immatures ou possèdent au plus un œuf mûr par ovariole. Ainsi l'espèce qui apparaît le plus tardivement au printemps, présentera, assez paradoxalement, l'état de maturation sexuelle le moins avancé au moment de la reprise d'activité.

V. — INFLUENCE DU VÉGÉTAL

Le végétal peut modifier les conditions de pullulation du parasite, soit par son action directe sur les caractères biologiques et éthologiques de cet Insecte, soit par son action indirecte sur l'abondance et la répartition de son hôte.

A. — ACTION DIRECTE DU VÉGÉTAL

L'alimentation pollinique peut, chez certaines espèces, être indispensable à la maturation des ovocytes. C'est le cas notamment des Syrphides prédateurs (SCHNEIDER, 1948). C'est également le cas de *Braconidae* parasites larvaires (*Diospilinae*). Pour obtenir leur reproduction au laboratoire, il est nécessaire de leur fournir des fleurs de Crucifères ou du miel. En fait, ces besoins sont facilement couverts dans le milieu naturel ; la période d'activité de ces Hyménoptères coïncide, en effet, avec la période de floraison de la Plante.

De plus, d'autres actions du végétal entrent en jeu. Nous avons pu observer que, dans la nature, il existe de très grosses différences dans la densité et l'activité des parasites, différences qui sont fonction de la densité du peuplement végétal, de sa spécificité et même de la diversité des organes de la Plante qui sont colonisés par l'Insecte phytophage.

1° Historique.

Plusieurs auteurs ont remarqué l'association étroite qui existe entre une espèce entomophage et une plante ou un groupe de plantes particulières. En raison de cette interdépendance, l'attaque du parasite

est limitée aux Insectes phytophages vivant sur ce peuplement végétal. Nous en avons déjà signalé quelques exemples au Chapitre I (HOWARD, 1924 ; CUSHMAN, 1926 ; GAHAN, 1933). Par exemple, PICARD (1919) arrive à la conclusion que *Sycosoter lavagnei* P. et L. est beaucoup plus attiré par le Figuier que par l'espèce de Coléoptère qu'il parasite. TAYLOR (1932) trouve qu'en Afrique du Sud, *Microbracon brevicornis* WESM. attaque les larves d'*Heliothis armigera* uniquement sur *Anthirrhinum* bien que celles-ci soient présentes sur plusieurs autres plantes. CUENOT (1951) souligne que la nourriture prise par l'Insecte phytophage l'immunise parfois contre son parasite spécifique ; ainsi, les chenilles de *Pieris brassicae* qui vivent sur le Chou sont parasitées à 100 p. 100 par *Apanteles glomeratus* mais celles qui absorbent les feuilles de Capucines, Cakile, Caprier, *Cochlearia*. *Eruca sativa* sont toujours indemnes. La Coccinelle *Rodalia cardinalis* n'attaque pas les Cochenilles *Icerya purchasi* installées sur Genistées (ex. *Spartium junceum*) alors qu'elle fait disparaître la même espèce fixée sur *Pittosporum*. Les hôtes qui restent indemnes, protégés qu'ils sont par la plante nourricière, forment une réserve qui maintient l'espèce.

Pour ces diverses observations, le caractère exact des relations entre le parasite et le végétal n'a pas été précisé. Si, dans certains cas, il semble que l'on ait affaire à de véritables races biologiques inféodées à un végétal donné, dans d'autres cas, cette spécificité peut être provoquée par de multiples actions indirectes. La multiplication d'un parasite dans un milieu particulier peut parfois le conditionner à ce milieu (THORPE et JONES, 1937 ; FINDLAYSON, 1950). Ainsi les élevages continus d'Insectes entomophages sur des hôtes de remplacement ont donné de véritables lignées spécifiques qui, lâchées ensuite au voisinage de leur hôte normal, ont montré une efficacité parasitaire presque nulle. Cette adaptation s'étend également aux relations Insecte entomophage-végétal. C'est ainsi que les *Prospaltella*, qui parasitent habituellement les Cochenilles du genre *Quadraspidiotus* sur les arbres fruitiers, ne retrouvent qu'une activité très réduite vis-à-vis de leur hôte habituel après un passage sur des Cochenilles qui, au laboratoire, ont été maintenues sur Cucurbitacées. Les caractères biochimiques du végétal rendent même parfois l'hôte inapte au développement de l'Insecte entomophage. Lorsque *Apanteles glomeratus* parasite des chenilles de *Protoparce sexta* qui se nourrissent sur Tabac « noir de feu », il est finalement tué par l'action toxique de la Plante (GILMORE, 1938). D'autres exemples ont été cités ultérieurement par FLANDERS (1940).

Sur les diverses associations parasitaires que nous avons étudiées, nous avons constaté des phénomènes beaucoup plus nuancés. En fait, l'interaction parasite-végétal se rattache à deux types : d'une part, sous l'effet de certains caractères du peuplement végétal, le parasite est

parfois amené à se concentrer dans une aire limitée du biotope occupé par son hôte ; d'autre part, la Plante offre souvent une protection relative à l'Insecte phytophage et l'Hyménoptère s'avère alors incapable de localiser son hôte et de le parasiter.

2° Influence de la Plante sur la densité de la population parasitaire.

Durant quatre années successives (1952, 1953, 1954 et 1955), des cultures de Navette et de Colza d'hiver, de Navette et de Colza de printemps ont été effectuées sur des parcelles contiguës ayant sensiblement la même surface. Nous avons étudié, sur celles-ci, les caractères biologiques des plantes, l'abondance des Hyménoptères adultes parasites de larves de Méligèthes et leur efficacité parasitaire.

Dans ce but, nous avons prélevé, à des dates échelonnées, un certain nombre de hampes florales susceptibles de renfermer des larves de Méligèthes et nous avons contrôlé les sorties d'Insectes entomophages et d'Insectes phytophages suivant la méthode exposée au chapitre I (p. 461). Le nombre de plantes récoltées était en général de 20 par parcelle mais, lorsque les larves de Méligèthes étaient trop peu nombreuses, nous avons été amené à prélever des échantillons beaucoup plus abondants. Afin d'avoir des données numériques comparables, l'importance des sorties d'Insectes parfaits qui figure dans les tableaux XX à XXIII a été rapportée à 20 pieds de Crucifères. (Ce correctif explique qu'à certaines dates de récolte, correspondent des chiffres décimaux.) Les observations de 1954 sont particulièrement intéressantes parce qu'elles ont pu être poursuivies de la fin du mois d'avril à la fin du mois de juillet en deux lieux différents où était réalisé le même dispositif expérimental (Versailles : Jardin et lieudit « La Lanterne »).

La floraison des diverses espèces ou variétés de Crucifères oléagineuses est en général très échelonnée mais, durant cette période, la densité florale (nombre de fleurs au m^2) varie dans de très larges proportions. Elle est particulièrement élevée pendant un mois environ (fin avril à fin mai pour le Colza d'hiver, fin mai à fin juin pour les Crucifères de printemps). Il apparaît ensuite, jusqu'à la maturité des plantes, un nombre plus restreint d'inflorescences secondaires si bien que l'on peut trouver, chez une même variété, des organes en fleurs pendant plusieurs mois de l'année. En 1954, l'épanouissement des inflorescences secondaires du Colza d'hiver s'est montré particulièrement important au début du mois de juillet ; il s'est produit, ainsi, une alternance entre les périodes de floraison maximum des Crucifères d'hiver et de printemps.

L'activité parasitaire des *Isurgus* est sensiblement identique dans

les divers peuplements végétaux quelle que soit la date à laquelle aient été effectuées les observations. Par contre, en ce qui concerne les parasites polyvoltins, l'importance relative du taux de parasitisme sur les différentes parcelles subit des variations chronologiques qui sont fonction de la valeur relative de la densité florale. A partir de la fin du mois de mai, le taux de parasitisme manifeste un affaiblissement sur le Colza

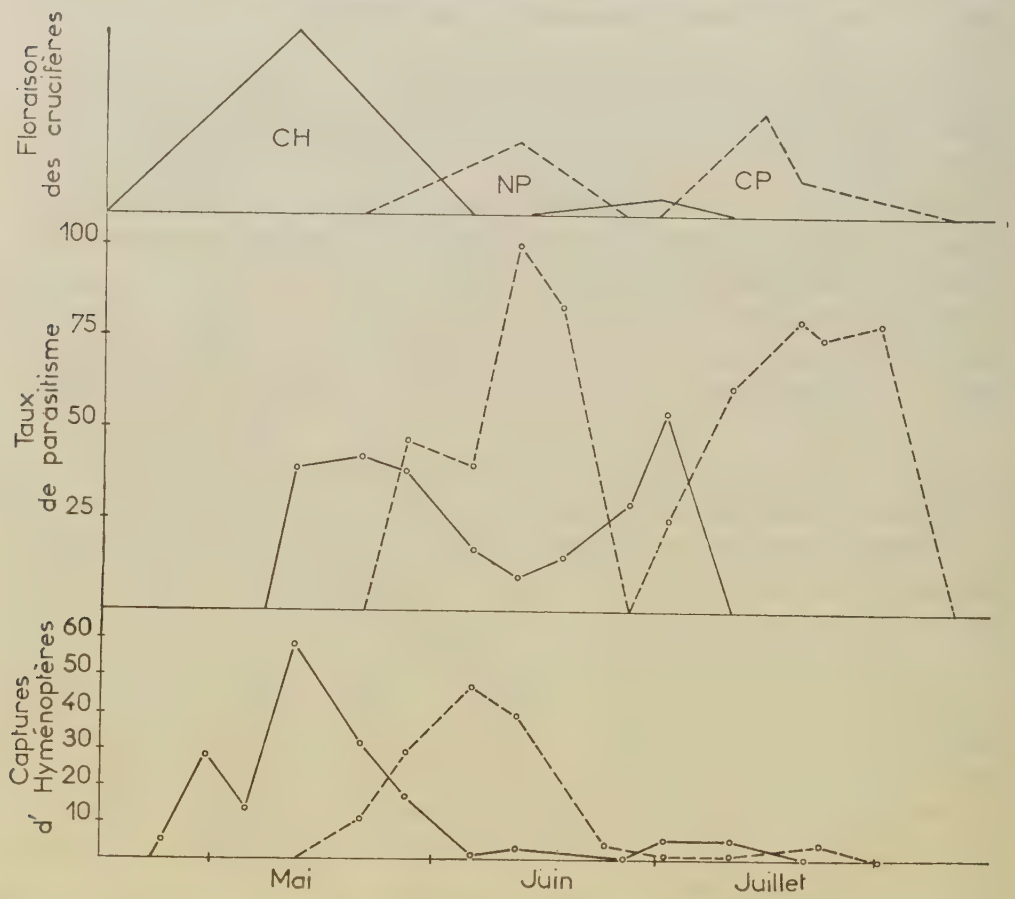

FIG. 30. — Comparaison entre la densité florale (nombre de fleurs au m²) dans des parcelles contiguës de diverses Crucifères oléagineuses, l'abondance et l'activité parasitaire des Hyménoptères polyvoltins s'attaquant aux larves de Méligèthes (Versailles, 1954). En trait plein : données relatives au Colza d'hiver (C. H.).En trait interrompu : données relatives à la Navette (N. P.) et au Colza de printemps (C. P.).

d'hiver alors qu'il augmente notablement sur la Navette et le Colza de printemps. Les phénomènes sont inversés au moment de la pleine floraison des hampes secondaires du Colza d'hiver, pour changer à nouveau lorsque la densité florale devient plus élevée sur les Crucifères de printemps (fig. 30).

Nous avons vu au chapitre I que la ponte des Méligèthes s'effectue uniquement dans les boutons floraux. A la fin de la période de floraison maximum des Colzas d'hiver, les Coléoptères adultes émigrent sur les Crucifères de printemps où la densité de boutons est beaucoup plus

élevée. Il se produit donc une diminution de la population larvaire sur les variétés d'hiver qui devrait normalement s'accompagner d'une accentuation du taux de parasitisme. En fait, les Hyménoptères polyvoltins de première génération se concentrent, eux aussi, presque exclusivement sur les variétés de printemps. De même, les parasites de deuxième génération, issus en quasi-totalité de larves de Méligèthes qui se sont développées sur le Colza d'hiver, émigrent, dès leur éclosion (juin), sur les parcelles en pleine floraison. A partir de la fin du mois de juin, l'importance des captures est insuffisante pour que l'on puisse noter des différences significatives entre les divers peuplements végétaux.

En 1953 et 1955, les résultats sont sensiblement analogues à ceux de 1954. Toutefois, durant ces deux années, il y eut relativement peu de hampes florales secondaires sur le Colza d'hiver ; à partir de la fin du mois de mai, le taux de parasitisme dû aux Hyménoptères polyvoltins est, de ce fait, resté constamment plus élevé sur les Crucifères de printemps que sur celles d'hiver. En 1953, les captures de parasites adultes ont été particulièrement abondantes et, à partir du mois de mai, on a constaté que le rapport des captures, effectuées respectivement sur les Crucifères de printemps et sur les Crucifères d'hiver, augmentait constamment en fonction du temps.

Date	20/5	5/6	10/6	17/6	23/6	30/6	8/7
Rapport	0,63	0,30	2,0	4,0	11,5	30	26

De ces données numériques, on peut conclure que les Hyménoptères polyvoltins sont nettement attirés par les fortes densités florales de Crucifères. Ils ont ainsi tendance à se concentrer dans les zones où se trouvent un plus grand nombre d'hôtes. Ces interrelations ne sont que partiellement favorables à la multiplication des espèces parasites. En effet, l'intensité de la floraison de certains biotopes, qui attire à la fois les Méligèthes et leurs parasites, provoque indirectement une intense compétition inter- ou intraspécifique parmi les Hyménoptères en présence ; à l'opposé, au même moment, des biotopes de moindre intensité florale retiennent encore des Méligèthes alors que les Hyménoptères, d'une spécificité plus étroite pour les fleurs, restent concentrés dans les biotopes de forte densité florale. En conséquence, les Méligèthes sont, dans ces dernières parcelles, peu ou pas parasités.

Il est curieux de constater que cette particularité attractive joue seulement dans le cas Hyménoptères polyvoltins. Rappelons que les parasites univoltins (*Thersilochina*) n'ont pas besoin d'une alimentation pollinique pour effectuer leur maturation sexuelle contrairement aux *Braconidae* (*Diospilus, Blacus, Calyptus*). Cette caractéristique physiologique laisse supposer que le déplacement des espèces polyvoltines est conditionné par des besoins alimentaires.

Nous avons fait des observations analogues sur des peuplements de Sanves (*Sinapis arvensis*). Cette plante adventice est très commune dans les cultures de la région parisienne et constitue le biotope naturel de multiplication des Hyménoptères parasites de Méligèthes.

Nous avons comparé le taux de parasitisme sur une parcelle de Colza d'hiver, sur des Sanves associées à cette culture ou dispersées dans des champs contigus de céréales d'hiver et de printemps. En 1954, les études ont eu lieu du 26 mai au 15 juillet, période durant laquelle les *Braconidae* polyvoltins sont particulièrement abondants (tableau XVIII).

TABLEAU XVIII

Activité des Hyménoptères parasites des larves de Méligèthes en fonction du peuplement végétal (environs de Versailles, 1954). C. H. : Colza d'hiver ; S. C. : Sanves dans le Colza d'hiver ; S. B. : Sanves dans une culture contiguë de Blé.

Dates de récolte	*Isurgus sp.*	*Aneuclis incidens*	*Calyptus sigalphoides*	*Diospilus capito*	*Blacus hastatus*	*Cryptoserphus*	*Meligethes*	Taux de parasitisme
C.H.								
10/6	15	1	41	35	20		272	29
19/6	18			32			78	34
26/6	8		12				286	6,5
12/7					5		1	83,3
Nombre total	41	1	53	57	25	0	642	
Taux de parasitisme	5	0,1	6,5	7	3	0		22
S. C.								
10/6	18		7	57	15		72	57
19/6	37			15	1	1	45	54
26/6	17	1	5	27	3	3	43	56
12/7					1			100
Nombre total	72	1	12	99	20	4	160	
Taux de parasitisme	20	0,27	3,25	27	5,4	1,1		57
S. B.								
10/6	10						71	12
19/6	33						61	35
26/6	1						5	16,6
12/7								
Nombre total	44	0	0	0	0	0	137	
Taux de parasitisme	24,3	0	0	0	0	0		24,3

Les prises d'échantillons (50 plantes dans chaque cas) ont montré que les Sanves dispersées dans d'autres cultures n'étaient pratiquement pas visitées à cette saison. Cette différence ne peut être attribuée qu'à

l'effet attractif de la densité florale des Crucifères oléagineuses. En effet, sur les mêmes adventices dispersées dans la culture de Colza, il y avait un taux de parasitisme plus élevé que sur la plante cultivée.

TABLEAU XIX

Activité des Hyménoptères parasites des larves de Méligèthes en fonction du peuplement végétal (environs de Versailles, 1956). C. H. : Colza d'hiver ; S. C. : Sanves dans le Colza d'hiver ; S. B. : Sanves dans une culture contiguë de Blé.

Dates de récolte	*Isurgus sp.*	*Aneuclis incidens*	*Calyptus sigalphoides*	*Diospilus capito*	*Blacus hastatus*	*Cryptoserphus*	*Meligethes*	Taux de parasitisme
C. H								
10/5	1						28	3,1
17/5	7		3				258	3,8
24/5	100		54	3	11		1 236	12,1
2/6	198		23		3		472	32
11/6	47		2	2			127	28,6
20/6	3				1		63	6
27/6	4			1			42	10,6
9/7				24			23	51
Nombre total	359	0	82	30	15	0	2 281	
Taux de parasitisme	13,4	0	3	1,1	0,55	0		16,0
S. C.								
17/5							6	0
24/5	18		16	4	2		285	12,4
2/6	105		13		3		181	40
11/6	152	4	5	2	2		253	39,5
20/6	11		1				62	14,3
27/6	7	2		1			167	5,65
9/7	1			5			9	40
Nombre total	296	6	35	12	7	0	963	
Taux de parasitisme	22,5	0,45	2,65	0,9	0,5	0		27
S. B.				2	1			
17/5							2	0
24/5	18		2	1			137	14,4
2/6	110						170	39,2
11/6	80						133	38
20/6	7						33	217,5
27/6	1						32	3
9/7							61	0
Nombre total	216	0	2	3	1	0	568	
Taux de parasitisme	27,35	0	0,25	0,38	0,126	0		28,1

En 1956, nous avons effectué les mêmes observations pendant une période de temps plus étalée (10 mai au 9 juillet). Les différences entre les deux peuplements végétaux sont moins nettes qu'en 1954

(tableau XIX). Les Hyménoptères polyvoltins ont fait preuve d'une certaine activité parasitaire sur les Sanves dispersées dans la culture de Blé mais le taux de parasitisme larvaire des Méligèthes y est 5 à 6 fois moins élevé qu'à l'intérieur de la parcelle de Crucifères (qu'il s'agisse de Sanve ou de Colza).

Ces résultats prouvent que le pouvoir attractif des fortes densités florales est très net. A certaines époques, il tend à concentrer l'activité des Hyménoptères butineurs polyvoltins sur les parcelles de Crucifères cultivées et non sur des Sanves dispersées dans d'autres cultures. Ces plantes adventices hébergent pourtant une quantité relativement élevée de Méligèthes. Les Colzas constituent ainsi, au printemps, le biotope principal de survivance et de multiplication de ces Hyménoptères parasites. Lorsque ces plantes sont en fin de floraison, ces caractéristiques sont inversées ainsi que le montre une prise d'échantillon du 30 juillet 1954.

Nombre d'Insectes.

Plante	*Aneulis incidens*	*Diospilus capito*	*Cryptoserphus*	*Meligethes*
« repousses » de Colza d'hiver	3	17	2	6
Sanves dispersées dans une jachère..	105	74	12	15

3° Influence de la Plante sur l'activité parasitaire.

Rôle de l'espèce végétale.

Il est permis de se demander si, en dehors de la densité florale, les particularités morphologiques, biologiques ou physiologiques des diverses espèces de Crucifères peuvent avoir une incidence marquée sur l'activité parasitaire. Nos observations ont porté sur quatre plantes différentes : Colza, Navette, Moutarde blanche, Moutarde sauvage ou Sanve. Les résultats ont montré que toutes les espèces d'Hyménoptères peuvent parasiter les larves de Méligèthes quelle que soit l'espèce végétale qui les héberge.

Nous avons comparé, de façon plus précise, l'activité des Hyménoptères parasites de larves de Méligèthes sur des Colzas d'hiver et sur des Sanves. Ces plantes adventices se trouvaient à l'état dispersé à l'intérieur de la culture de Colza. Nous avons récolté, à des dates échelonnées, 50 pieds de chacune des deux espèces végétales et nous avons contrôlé les sorties des Insectes entomophages et des Insectes phytophages suivant la méthode exposée p. 461 (tableaux XVIII et XIX).

D'une façon générale, l'activité parasitaire est plus importante sur les plantes adventices. Le taux de parasitisme dû à l'action des Hymé-

noptères univoltins (*Isurgus* sp.) est toujours nettement plus élevé sur Sanve que sur Colza. Les observations faites en 1954 sont à cet égard démonstratives. Le pourcentage de larves de Méligèthes parasitées s'élevait respectivement, en 1954, à 20 sur Sanve et 4 sur Colza et en 1956 à 22,5 et 13,4. Par contre, les résultats sont assez variables en ce qui concerne les parasites polyvoltins.

Rôle de l'organe végétal.

Diospilus morosus REINH. se développe indifféremment sur les larves de *Psylliodes chrysocephala* L. lesquelles vivent dans les pétioles et les tiges, les larves de *Ceuthorrhynchus assimilis* PAYK. qui sont localisées dans les siliques et celles de *Phyllotreta nemorum* L. qui forent des galeries dans le limbe foliaire.

Ces hôtes se trouvent en abondance, en même temps, sur une même plante (fin mai, courant juin). A cette époque, chaque année, les larves de *P. nemorum* sont attaquées à 100 p. 100. Par contre, sur *C. assimilis*, nous trouvons un taux de parasitisme moyen très faible (0,7 p. 100 en 1952, 0 p. 100 en 1953 et 1954, 0,25 p. 100 en 1955 et 0,1 p. 100 en 1956) ; les maxima, pour une récolte donnée, n'excèdent pas 3 à 4 p. 100. Enfin il n'a jamais été possible de déceler la présence de cet Hyménoptère dans les larves de *P. chrysocephala* qui sont également présentes à cette saison. Par contre, vers la fin de l'été, lorsqu'il ne subsiste plus que cette espèce hôte, le taux de parasitisme s'élève considérablement (jusqu'à 80 p. 100) malgré l'extrême rareté des Hyménoptères à cette saison. Par conséquent, lorsque *D. morosus* a le choix entre plusieurs espèces hôtes, il se développe principalement aux dépens de *P. nemorum*.

Ce phénomène n'a pas pour origine, semble- t-il, une attirance particulière du parasite pour cette espèce phytophage mais dépend plutôt du manque de protection mécanique offerte par le végétal aux larves de Coléoptères. En effet, contrairement aux autres espèces localisées à l'intérieur des tiges et des pétioles, la larve *P. nemorum* vit dans le limbe foliaire et n'est séparée du milieu extérieur que par un épiderme extrêmement mince. L'Hyménoptère éprouve donc beaucoup moins de difficulté à déceler et à parasiter cette espèce phytophage que les autres protégées par des tissus ligneux plus ou moins épais (siliques, tiges). En raison de ces particularités, *D. morosus* n'utilise ainsi qu'un nombre limité de proies disponibles et ses possibilités de multiplication s'en trouvent considérablement réduites.

Chez les Coléoptères, les larves ont parfois un comportement très différent suivant leur âge. Les œufs de *C. quadridens* étant insérés à la partie médiane des pétioles, les larves au premier âge vivent quelque temps dans cet organe puis gagnent l'intérieur de la tige qui mesure,

à ce moment, plusieurs centimètres de diamètre. Or, l'oviscapte de *Thersilochus tripartitus* est relativement court (2 à 3 mm). Cette espèce ne peut atteindre les hôtes que pendant la brève période où ils vivent dans les pétioles. On ne trouve donc pratiquement plus d'œufs fraîchement pondus dans des larves de ce Curculionides lorsqu'elles sont installées à l'intérieur des tiges. *Ceuthorrhynchus napi* a sensiblement la même biologie que *C. quadridens* mais pond directement dans la tige où les larves continuent à se développer. Dans ce cas, l'Hyménoptère qui lui est associé et qui possède une très longue tarière (4 à 5 mm) a la possibilité d'atteindre ses proies. Cette particularité anatomique explique que l'activité parasitaire de *Th. tripartitus* est toujours très inférieure à celle de *Th. fulvipes*.

Plusieurs auteurs ont signalé que certains Hyménoptères ne pouvaient atteindre leur hôte en raison de la brièveté de leur oviscapte : *Rhopalicus suspensus* RATZ. (SEITNER, 1924), parasite de *Scolytidae* et *Macrocentrus ancylivorus* (STEENBURGH et BOYCE, 1937), parasite de *Laspeyresia molesta*.

Un phénomène analogue à celui que nous venons de mentionner se produit aussi dans le cas de *Thersilochus melanogaster*. Au laboratoire, il parasite les larves de *Psylliodes chrysocephala* L., quel que soit leur âge, lorsqu'on les place dans des pétioles. Mais, dans les conditions naturelles, il est extrêmement rare de trouver des œufs fraîchement pondus dans les larves au troisième âge vivant sur Colza. La ponte s'effectue principalement dans des Insectes en fin de premier ou en début de deuxième âge. Or, les stades précoces de *P. chrysocephala* vivent presque uniquement à l'intérieur des pétioles et le *Thersilochus* les décèle et les atteint facilement malgré la brièveté de sa tarière (1,5 mm, à 2 mm). Par contre, les larves du troisième âge qui s'enfoncent à l'intérieur des tiges sont pratiquement inattaquables. Sur d'autres végétaux tels que la Rave où le bouquet foliaire est peu développé et la tige inexistante, les larves phytophages pénètrent très précocement à l'intérieur de la racine. Lorsque l'on présente ces racines à des femelles de *Thersilochus melanogaster*, elles en parcourent activement la surface mais sont incapables d'atteindre les hôtes à l'exception de quelques-uns d'entre eux qui ont effectué des galeries superficielles.

B. — ACTION INDIRECTE DU VÉGÉTAL

Nous avons vu au chapitre I qu'il existait des interrelations très étroites entre l'Insecte phytophage et la Plante. Par le choix de telle ou telle variété de Crucifères, par la modification des dates de semis ou des caractères végétatifs de la Plante, l'Homme arrive à provoquer des décalages importants dans la période d'apparition des divers Insectes phytophages à l'état larvaire.

1° Influence de la Plante sur la répartition chronologique et spatiale des Méligèthes.

Les Méligèthes déposent leurs œufs uniquement dans les boutons floraux aux stades phénologiques B et C (notation BONNEMAISON, p. 450). La croissance embryonnaire et larvaire s'effectue pendant la période de développement floral ; la chute des pétales coïncide généralement avec la fin du développement larvaire du Coléoptère. Il y a ainsi une corrélation étroite entre la densité florale et l'abondance numérique de ces Insectes phytophages.

Par les méthodes culturales (date et densité de semis) ainsi que par la sélection, l'Homme s'est efforcé d'homogénéiser au maximum la croissance des plantes qu'il cultive. Alors que la floraison des Sanves s'échelonne sur une grande partie de l'année, les Crucifères oléagineuses ne présentent une densité florale élevée que pendant un mois au maximum. Durant cette période relativement brève, le nombre de fleurs n'est d'ailleurs pas constant ; il augmente puis décroît brutalement. Ensuite, jusqu'à sa maturation, la Plante émet des tiges secondaires qui fleurissent à leur tour à des dates échelonnées. Mais un tel phénomène ne se produit que sur un nombre de plantes insignifiant par rapport à l'ensemble de la population végétale d'une culture donnée (effet de bordure).

En raison des interrelations étroites établies entre le végétal et l'Insecte phytophage, l'importance numérique des larves de Méligèthes qui vivent sur telle ou telle Plante cultivée subit des variations chronologiques extrêmement brutales. Ces fluctuations de population sont très sensiblement décalées en fonction du cycle végétatif de l'espèce cultivée (tableaux XX à XXIII : données numériques rapportées à 20 pieds de Crucifères, voir p. 573-576). Ces caractères sont particulièrement visibles sur la figure 31.

La période de reprise d'activité printanière de la première génération des Hyménoptères qui s'attaquent aux larves de Méligèthes se situe en mai. A ce moment, la Navette d'hiver, à floraison précoce, n'héberge déjà plus qu'un nombre restreint de larves de cette espèce phytophage. En règle générale, c'est le Colza d'hiver qui constitue le biotope le plus favorable à la multiplication des parasites univoltins et des parasites polyvoltins de première génération. Mais si nous considérons chaque espèce entomophage en particulier, le problème est plus complexe. *Diospilus capito*, *Calyptus sigalphoides* et *Isurgus morionellus* apparaissent au début du mois de mai et effectuent la majorité de leur ponte sur le Colza d'hiver. Toutefois, certaines années, des Crucifères de printemps à végétation précoce (type Navette de printemps) hébergent jusqu'à 50 p. 100 de la deuxième génération d'*I. morionellus*, espèce dont les sorties sont assez

échelonnées. *Blacus hastatus* et *I. heterocerus* qui reprennent leur activité plus tardivement que les autres Hyménoptères, font preuve d'une activité parasitaire plus importante sur les Navettes de printemps que sur les

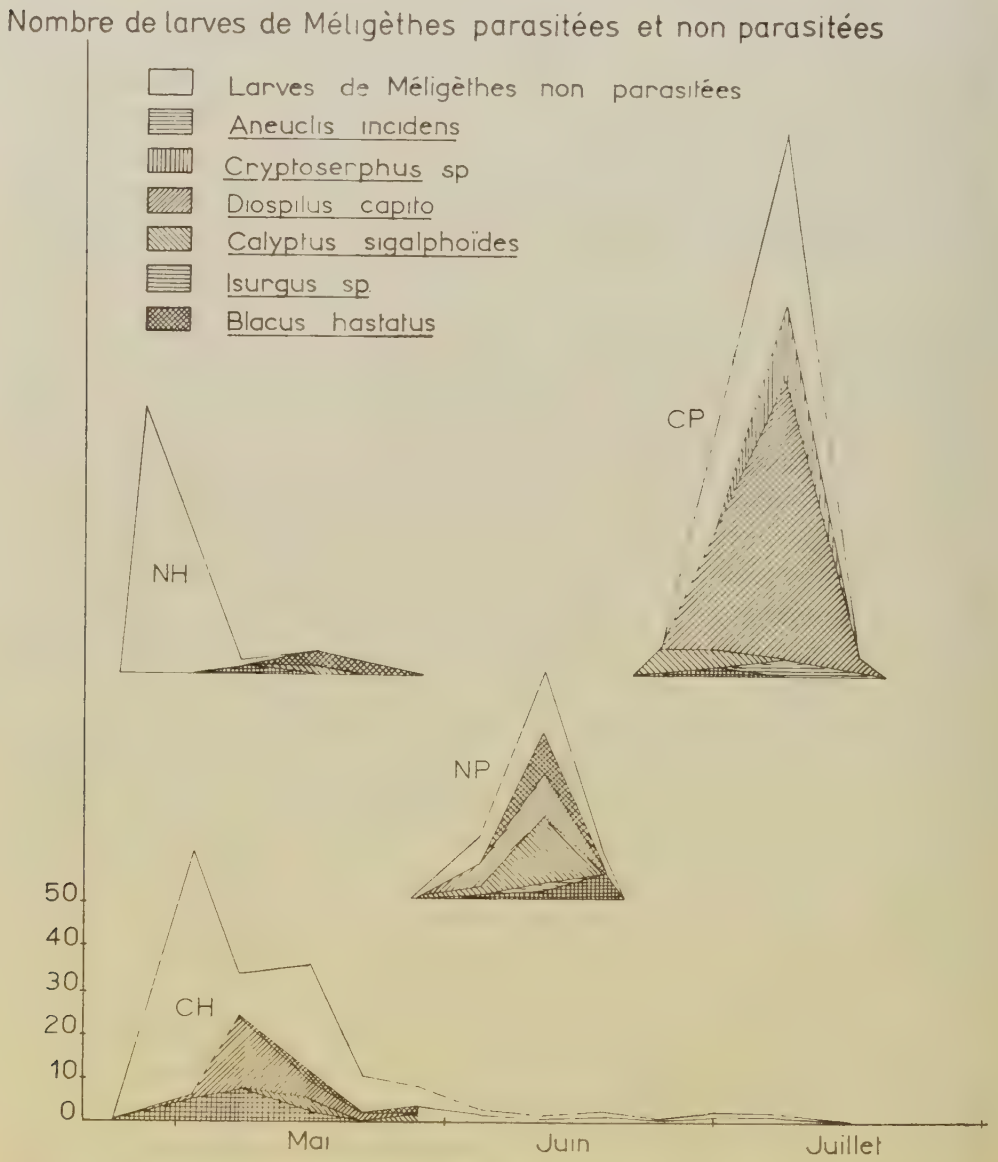

FIG. 31. — Variation du nombre de larves de Méligèthes saines ou parasitées par divers Hyménoptères sur des cultures contiguës de Crucifères oléagineuses (données relatives à 20 hampes florales ; Versailles, 1955).
N. H. : Navette d'hiver ; C. H. : Colza d'hiver ;
N. P. : Navette de printemps ; C. P. : Colza de printemps.

Colzas d'hiver. Ils seront extrêmement peu nombreux dans les régious où l'on cultive exclusivement du Colza d'hiver.

Les adultes de deuxième génération des espèces polyvoltines éclosent dans le courant du mois de juin. Les Crucifères d'hiver ont alors terminé leur floraison et, comme nous l'avons vu antérieurement, les

Hyménoptères concentrent leur activité sur les quelques repousses situées en bordure du champ. La densité florale en est extrêmement faible et le nombre d'hôtes disponibles est considérablement réduit ; il se produit alors une nette régression de la population entomophage. Cette régression s'accentue encore au cours des générations suivantes. Les repousses de Colza sont de plus en plus rares et les Hyménoptères se dispersent alors sur les plantes adventices (Sanves). Celles-ci se trouvent réparties en faible densité sur des surfaces souvent considérables, ce qui ne facilite pas au parasite la découverte de ses hôtes d'autant plus que ceux-ci sont en nombre très limité, car la plupart des femelles de Méligèthes en état de reproduction sont mortes à cette saison et la plupart des larves ont terminé leur croissance.

TABLEAU XX

Activité des Hyménoptères parasites des larves de Méligèthes sur des cultures contiguës de Crucifères oléagineuses (Versailles, 1952). C. H. : Colza d'hiver. C. P. : Colza de printemps.

Dates de récolte	*Isurgus sp.*	*Aneuclis incidens*	*Calyptus sigalphoides*	*Diospilus capito*	*Blacus hastatus*	*Cryptoserphus*	*Meligethes*	Taux de parasitisme
C. H.								
5/5							10	0
10/5	1			11	7		318	5,6
15/5	24		49	260	41		212	63,8
20/5	4	2	39	103	30		52	77,4
30/5		1	19	11	5		18	67,8
6/6		1	1				4	33
Nombre total	31	4	108	385	83	0	614	
Taux de parasitisme	2,45	0,33	8,8	31,5	6,8	0		50
C. P.								
6/6				5			7	41,5
15/6				30			12	71,4
20/6			2	76			15	83,8
25/6		2	2	258	1		37	87,6
2/7				3			0	100
Nombre total	0	2	4	372	1	0	71	
Taux de parasitisme	0	0,45	0,9	82,6	0, 22	0		84,2

Considérons maintenant le cas où le Colza d'hiver est contigu à diverses cultures de Colza de printemps. Au moment où le Colza d'hiver est en début de floraison, les Méligèthes déposent leurs œufs dans cette plantation. Lorsque le Colza de printemps atteint à son tour le stade réceptif, les Insectes phytophages à l'état adulte émigrent sur cette plantation mais, en raison de la mortalité imaginale, leur nombre est

alors plus réduit. En conséquence, le nombre d'œufs et de larves de Méligèthes est un peu moins important sur les cultures de printemps que sur les cultures d'hiver. Cependant, lorsque le printemps est relativement froid, les deux populations ont pratiquement la même importance. Dans ces conditions, les Hyménoptères polyvoltins de deuxième génération disposent d'un grand nombre d'hôtes pour déposer leurs œufs et peuvent se multiplier abondamment.

TABLEAU XXI

Activité des Hyménoptères parasites des larves de Méligèthes sur des cultures contiguës de Crucifères oléagineuses. (Versailles, 1953), C. H. : Colza d'hiver. N. P. : Navette de printemps.

Dates de récolte	*Isurgus sp.*	*Aneuclis incidens*	*Calyptus sigalphoides*	*Diospilus capito*	*Blacus hastatus*	*Cryptoserphus*	*Meligethes*	Taux de parasitisme
C. H.								
22/4			1				3	25
29/4			4				14	22
7/5	9		90				440	18,4
12/5	30		72	5	1		147	42,3
19/5	28		29	3	42		43	70,3
26/5	4				2		23	20,7
2/6	1						1	50
10/6							11	0
17/6	2					2	9	31,5
24/6							3	0
1/7				2		8	1	90
8/7				8	1		1	90
Nombre total	74	0	196	18	46	10	696	
Taux de parasitisme	6,9	0	19	1,7	4,4	1		33,0
N. P.								
26/5			2				34	5,5
2/6					6		127	4,7
10/6			2	1			69	4,3
17/6			1	4			3	62,5
24/6	1		1	6	1		4	69
1/7						1	7	14,3
8/7		3		43			1	98
18/7				1			1	50
24/7				1			3	25
29/7							0	0
5/8							5	0
Nombre total	1	3	6	56	7	1	254	
Taux de parasitisme	0,3	0,9	1,6	17	2,1	0,3		22,5

Les parasites adultes de troisième génération apparaissent à la fin du mois de juin ou au début du mois de juillet. A cette époque, la plupart des Crucifères cultivées sont en fin de floraison et le pourcentage de mortalité des Méligèthes adultes est élevé. Au mois de juillet, les Crucifères de printemps offrent donc moins de larves de Méligèthes aux parasites de troisième génération qu'elles n'en offrent, en juin, aux

parasites de deuxième génération. Cependant, sur le Colza de printemps, le nombre d'hôtes disponibles est alors infiniment supérieur à celui que l'on rencontre, à la même époque, sur le Colza d'hiver qui est arrivé à maturité.

TABLEAU XXII

Activité des Hyménoptères parasites des larves de Méligèthes sur des cultures contiguës de Crucifères oléagineuses. (Versailles, 1954). C.H. : Colza d'hiver. N. P. : Navette de printemps. C. P. Colza de printemps.

Dates de récolte	*Isurgus sp.*	*Aneuclis incidens*	*Calyptus sigalphoides*	*Diospilus capito*	*Blacus hastatus*	*Cryptoserphus*	*Meligethes*	Taux de parasitisme
C. H.								
14/5	1		18	4	1		35	40,5
21/5	5		86	5	9		132	44
26/5	4	1	8	2	3		21	46
5/6	0,7			0,3	0,5		3,2	32
11/6	0,2				0,2		1,7	19
17/6	0,4		1,4	0,3	0,2		10,2	18,4
26/6				0,8	0,2	0,6	3,9	29
1/7				0,9	0,1	0,4	1,2	54
Nombre total	11,3	1	113,4	13,3	14,2	1	208,2	
Taux de parasitisme	3,1	0,3	31,2	3,6	3,9	0,3		42,5
N. P.								
26/5	2		6				5	61,5
5/6	2		2	4			1	88
11/6			11	3	3		0	100
17/6	3		34	32			10	87,2
26/6	2						0	100
Nombre total	9	0	53	39	3	0	16	
Taux de parasitisme	7,5	0	44,1	32,5	2,5	0		86,6
C. P.								
1/7	1			9			26	78
10/7		1		85	1	3	57	61
19/7		2		78		2	21	79,5
22/7		1		8			3	75
30/7		3		17		2	6	78,5
7/8							0	0
Nombre total	1	7	0	197	1	7	113	
Taux de parasitisme	0,3	2,1	0	60,1	0,3	2,1		65

Comme dans le cas d'une culture exclusive de Crucifères d'hiver, les générations ultérieures de parasites sont obligées de se disperser sur les Crucifères adventices où la population hôte est de plus en plus réduite. Ainsi, même lorsque les Hyménoptères se trouvent en présence de végétaux à floraison échelonnée, les conditions d'estivation et d'hi-

bernation des parasites sont très aléatoires. En conséquence, les Insectes polyvoltins de première génération sont très peu nombreux au printemps. Toutefois dans une association culturale de Crucifères d'hiver et de printemps, la population parasitaire a pu s'accroître au cours du printemps et elle est encore très abondante au début de l'été. En conséquence, les chances de rencontre entre les Hyménoptères adultes et les hôtes d'été sont beaucoup plus élevées que dans le cas d'une culture isolée de Colza d'hiver.

TABLEAU XXIII

Activité des Hyménoptères parasites des larves de Méligèthes sur des cultures contiguës de Crucifères oléagineuses. (Versailles, 1955). C. H. : Colza d'hiver. N. P. : Navette de printemps. C. P. : Colza de printemps.

Dates de récolte	*Isurgus sp.*	*Aneuclis incidens*	*Calyptus sigalphoides*	*Diospilus capito*	*Blacus hastatus*	*Cryptoserphus*	*Meligethes*	Taux de parasitisme
C. H.								
23/4							0	0
2/5	5			1			54	10
7/5	7			16			10	70
15/5	2		3	4	1		25	28,5
21/5	1			2			7	30
27/5			2		1		5	37,5
4/6	1,1	0,4	0,4	0,5	0,2		1,2	68
11/6	0,1	0,4	0,2	0,1			0,6	57
18/6	0,5			0,2	0,2		1,6	36
24/6	0,1		0,5					100
30/6	1,1					0,3	1,8	43,7
8/7						1,4	1,7	45
Nombre total	17,9	0,8	6,1	23,8	2,4	1,7	107,9	
Taux de parasitisme	11,1	0,5	3,8	14,8	1,5	1		32,8
N. P.								
27/5			1				1	50
4/6	1		2	5			6	57
11/6	2	2	15	10	8	1	13	74,5
18/6	6						3	66,6
Nombre total	9	2	18	15	8	1	23	
Taux de parasitisme	11,7	2,6	23,5	20	10,5	1,3		69,6
C P.								
24/6	1		5				6	50
30/6	2		4	26			23	58
8/7		4	1	62		16	39	68
16/7		1		4			0	100
23/7							0	0
29/7							0	0
6/8							0	0
Nombre total	3	5	10	92	0	16	68	
Taux de parasitisme	1,5	2,6	5,1	47,5	0	8,3		65

Finalement, l'activité parasitaire des Hyménoptères polyvoltins sur les Méligèthes inféodés au Colza d'hiver est beaucoup plus importante lorsque cette culture est effectuée au voisinage de Crucifères de printemps que lorsqu'elle est effectuée isolément. Il suffit d'ailleurs de comparer le taux de parasitisme moyen dans les deux peuplements (tableaux XVIII et XIX pour une culture exclusive de Colza d'hiver ; tableaux XX à XXIII pour les cultures mixtes de Colza d'hiver et de Colza et Navette de printemps, région de Versailles). Par contre, le taux de parasitisme dû à l'action d'*I. morionellus* est identique dans les deux cas et parfois supérieur lorsque le Colza d'hiver est cultivé seul. Cette augmentation doit être attribuée au fait que ce *Thersilochina* n'entre pas en compétition dans ce biotope, avec les parasites polyvoltins qui y sont relativement rares (voir chapitre VII).

Il est très exceptionnel de cultiver exclusivement des Crucifères de printemps dans la région parisienne. Dans ce cas, la première génération de parasites polyvoltins ne pourrait survivre que sur les Crucifères adventices (Sanves) qui fleurissent d'ailleurs plus tardivement que les Colzas d'hiver. Nous avons vu (p. 566) que les Hyménoptères font preuve d'une activité parasitaire assez faible dans ce peuplement végétal et il est très vraisemblable que la densité d'Insectes entomophages sur les Crucifères de printemps serait alors extrêmement réduite.

Il se produit non seulement des variations quantitatives de la population parasitaire en fonction du peuplement végétal mais aussi des variations dans l'association des espèces. Ainsi, sur les végétaux à date de floraison précoce, on trouve principalement *I. morionellus* et des *Braconidae* polyvoltins ; sur les végétaux à floraison moyenne : des *Braconidae* polyvoltins et *I. heterocerus* ; sur les végétaux à floraison tardive : des *Braconidae* polyvoltins (presque exclusivement *D. capito*), *Aneuclis incidens* et *Cryptoserphus parvulus*.

2° Influence de la Plante sur l'abondance et la répartition des autres Insectes phytophages.

Nous avons vu au chapitre I que presque tous les Insectes phytophages présentent un cycle univoltin caractérisé par une diapause imaginale, soit de type estival et de courte durée (juin à août, septembre), soit de type hivernal et qui se termine au printemps suivant. Il est exceptionnel que la période de reproduction de ces Coléoptères excède deux à trois mois. Aussi favorable que soit le peuplement végétal, les larves d'une espèce phytophage donnée seront présentes, soit au printemps et au début de l'été si l'Insecte a une diapause de type hivernal, soit en automne et en hiver si l'Insecte a une diapause estivale. Les parasites larvaires polyvoltins qui lui sont associés doivent donc obligatoirement effectuer des alternances saisonnières d'hôtes.

Cette adaptation semble *a priori* favoriser ces Hyménoptères par rapport aux espèces polyvoltines qui vivent aux dépens d'une seule espèce phytophage (Méligèthe). En effet, lorsque l'hôte d'été se raréfie très fortement, les parasites se multiplient alors sur l'hôte d'hiver. En fait, pour qu'une telle alternance soit favorable à la multiplication des parasites, il est nécessaire qu'un certain nombre de conditions soient réalisées. Il faut d'abord que la population des deux hôtes soit numériquement équilibrée dans un même peuplement végétal. Ensuite, il est nécessaire que les cycles des deux Insectes phytophages soient parfaitement synchronisés, c'est-à-dire que la dernière génération de parasites issus de l'un des hôtes trouve, au moment où elle apparaît, un hôte de remplacement au stade réceptif. Enfin les deux Coléoptères doivent être également favorables au développement de l'Insecte entomophage, celui-ci ayant autant de facilité pour découvrir et parasiter l'une ou l'autre de ces espèces (voir chapitre V, 1re partie).

L'équilibre numérique des hôtes dans un peuplement végétal.

Il est impossible que deux espèces hôtes à caractères écologiques et éthologiques différents aient la même abondance dans un peuplement végétal donné (voir chapitre I). Nous ajouterons même qu'en raison de ces particularités et du décalage marqué de leur cycle biologique, ils ont toute chance de subir des variations annuelles de population totalement indépendantes. De plus, ces Insectes ne se multiplient pas sur n'importe quelle espèce végétale. *Psylliodes chrysocephala* L. et *C. pleurostigma* (race automnale) ne survivent que sur des Crucifères d'hiver. Si ces plantes sont absentes, les parasites polyvoltins sont alors privés d'hôtes d'hibernation et amenés à disparaître. Soulignons d'ailleurs que la première espèce hôte ne se multiplie en abondance que sur le Colza, la Navette ou la Rave alors que le végétal le plus favorable à la ponte de la seconde espèce est le Chou.

Inversement, ces Crucifères d'hiver terminent trop précocement leur développement en été pour permettre la survivance des Hyménoptères jusqu'à l'apparition des hôtes d'hiver. Pour que la population entomophage se maintienne durant l'été en relative abondance, elle doit alors trouver des Crucifères de printemps sur lesquelles les Coléoptères arrivent à prolonger leur période de reproduction. La survivance des Hyménoptères est même parfois conditionnée par la présence obligatoire de telles plantes. Ainsi, les larves de *P. nemorum* ne se rencontrent que sur les Crucifères de printemps car elles s'avèrent généralement incapables de se développer sur les Colzas d'hiver en raison de la défoliaison basale de ceux-ci. Ces Altises se trouvent en particulière abondance sur les Sanves à port bas et très étalé. *C. pleurostigma* (race prin-

tanière) se reproduit presque exclusivement sur cette adventice. En 1956, des prises d'échantillons périodiques nous ont montré que la densité larvaire de ce Curculionide était dix fois plus élevée lorsque cette plante se trouve dans une culture de Blé que lorsqu'elle est associée à une Crucifère cultivée (Colza d'hiver).

Donc la survivance des espèces à alternance saisonnière d'hôtes nécessite souvent la présence de plusieurs espèces végétales et le parasite est obligé de passer de l'une à l'autre au gré des saisons (fig. 32).

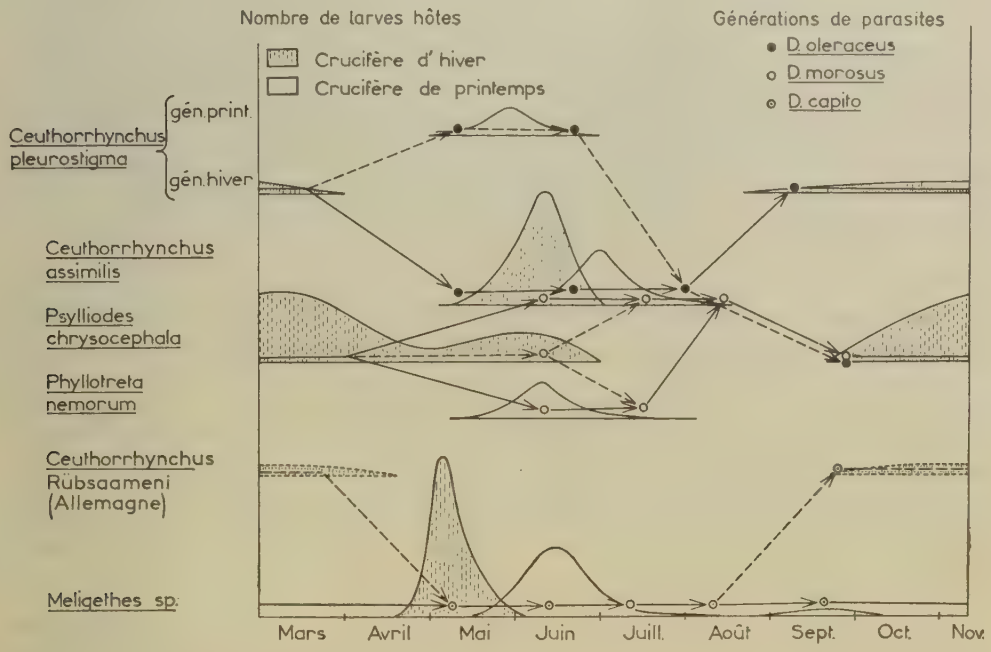

FIG. 32. — Fluctuations saisonnières de la population larvaire de divers Coléoptères sur des Colzas d'hiver et de printemps et succession des générations de quelques *Diospilinae*. En trait continu : cycle fréquemment observé ; en trait interrompu : cycle probable ou accidentel.

La Synchronisation des cycles.

Nous allons étudier par quelques cas concrets le problème de la synchronisation des cycles.

D. oleraceus hiverne principalement dans les larves de *C. pleurostigma*. Le parasite adulte éclot généralement au début du mois de mai (5-15 mai). Or à cette époque, sur le Colza d'hiver, il n'y a pas plus de 1 à 4 p. 100 de la population totale de l'hôte d'été (*C. assimilis*) qui ait atteint le stade réceptif (stade larvaire). Le parasite ne peut donc se multiplier abondamment.

Les Hyménoptères adultes de deuxième génération éclosent entre le 15 juin et le début du mois de juillet. L'étude de l'enfouissement des larves de *C. assimilis* originaires du Colza d'hiver montre, qu'à cette date, 90 p. 100 de la population a déjà quitté les siliques de Crucifères

(1952 : 97 p. 100, 1953 : 96 p. 100, 1954 : 91 p. 100, 1955 : 90 p. 100). Il apparaît donc, à nouveau, un manque de synchronisation.

Par suite du décalage de végétation entre les Crucifères d'hiver et celles de printemps, le cycle évolutif de *C. assimilis* se trouve sensiblement retardé dans ces dernières plantations et permet une meilleure synchronisation entre la période d'apparition des parasites de deuxième génération et de leurs hôtes au stade réceptif. Mais, dans ces cultures, la densité de la population larvaire de Charançons est très inférieure à celle observée sur les Crucifères d'hiver (généralement le dixième).

La troisième génération de parasites apparaît courant août, date à laquelle il ne reste plus que quelques larves de *C. assimilis*. L'hôte d'hiver, *C. pleurostigma*, termine alors sa diapause et commence seulement à se reproduire, dans la mesure où il peut trouver de jeunes Crucifères d'hiver (repousses de Colza, Choux). On voit donc que la synchronisation des cycles hôte-parasite est telle qu'elle assure le maintien mais non le pullulement des parasites.

D. morosus passe l'hiver à l'intérieur des larves de *Psylliodes chrysocephala* L. Le développement de cet Insecte phytophage est plus lent que celui de *C. pleurostigma*. Les Hyménoptères adultes éclosent généralement à la fin du mois de mai et au début du mois de juin. A cette époque, une proportion importante de la population larvaire de *P. nemorum* (hôte d'été) se trouve déjà dans le sol. Les hôtes qui restent encore dans les feuilles sont généralement parasités à 100 p. 100. Les Hyménoptères de deuxième génération éclosent en juillet. A cette époque, il n'y a presque plus de larves de *P. nemorum* ; il reste, par contre, un nombre appréciable de larves de *C. assimilis* sur le Colza de printemps mais nous avons vu antérieurement que *D. morosus* éprouve beaucoup de difficultés à découvrir son hôte et à le parasiter si bien que les adultes de troisième génération, qui sortent en août, sont assez peu nombreux. A cette époque, l'hôte d'hiver est encore en diapause et il ne reste plus que quelques larves de *C. assimilis* en fin de développement (moins d'un millième de la population totale). Les adultes de quatrième génération qui éclosent vers la fin du mois de septembre seront donc relativement peu nombreux.

De plus, la date de sortie de ces Hyménoptères s'avère trop précoce pour s'adapter au cycle biologique de P. *chrysocephala*. C'est, en effet, seulement dans le courant de l'hiver que la densité larvaire de cette Altise atteint son maximum. D'autre part, la précocité d'apparition des premières larves à l'automne subit des variations considérables en fonction de la nature du peuplement végétal et des conditions climatiques annuelles ou locales (BONNEMAISON et JOURDHEUIL, 1954). Il existe des écarts régionaux d'environ un mois dans la date de reprise d'activité

et de début de ponte pour ce Coléoptère. Plus celle-ci est précoce, plus l'activité parasitaire est importante ainsi qu'en témoignent les prises d'échantillons effectuées au début du mois de novembre 1951 sur le Colza d'hiver.

Localité	Date de reprise d'activité	Taux de parasitisme
Vaux-sur-Seine (S. et O.)	20 août	80 p. 100
Reims (Marne)	29 août	10 p. 100
Angerville (S. et O.)	5 septembre	3 p. 100
Crécy-Couvé (E. et L.)	15 septembre	0 p. 100

En raison de l'abaissement progressif de la température automnale, un décalage de quelques jours dans le début de la ponte provoque ainsi un retard de plusieurs mois dans la période d'apparition des premières larves d'Altise. Suivant les variations annuelles de la température à cette saison, les premières éclosions ont été observées à Versailles soit à la mi-septembre, soit à la fin d'octobre.

Les Colzas d'hiver sont généralement semés après le début de la ponte de *P. chrysocephala* et les premiers œufs sont déposés sur les repousses de culture de l'année précédente. C'est dans ce biotope que l'on constate généralement les taux de parasitisme les plus élevés.

C. — CONCLUSIONS

Le végétal exerce une profonde influence sur les fluctuations de population des espèces entomophages. Celle-ci se manifeste de différentes manières.

Les Hyménoptères, plus particulièrement les Hyménoptères parasites butineurs, n'ont pas une activité de recherche répartie de façon homogène sur l'ensemble des Crucifères. Celle-ci se concentre sur certains peuplements végétaux dont la nature varie en fonction du temps de floraison et des associations végétales. Les niches écologiques qui se constituent ainsi correspondent généralement aux zones où se rencontrent les plus fortes densités d'hôtes mais leur surface, souvent limitée, amène très rapidement d'intenses phénomènes de compétition parasitaire locale alors qu'une fraction importante de la population hôte reste indemne.

Howard (1897) a déjà constaté que les parasites primaires d'*Orgya* se concentrent naturellement dans les lieux où cet Insecte est en plus grande abondance. Smith et Flanders (1931), Parsons et Ullyett (1936) notent aussi que des abondances locales d'hôtes provoquent une élévation du pourcentage de parasitisme dû à l'action de *Trichogramma*. Varley (1941) signale que les zones de fortes densités d'*Urophora jaceana* (fort pourcentage de fleurs contenant des hôtes) correspondent à une augmentation du taux de parasitisme d'*Eurytoma curta*. Cet Hyménoptère ne reconnaît pas les capitules contenant des larves par examen

externe mais seulement à la suite de l'introduction de son ovipositeur. Le parasite, selon cet auteur, passe plus de temps dans les zones où il y a une forte densité larvaire ce qui augmente ainsi son efficience de 50 p. 100. Dans notre cas, il y a manifestement concentration des Hyménoptères adultes sur les parcelles à fortes densités florales.

Les Hyménoptères éprouvent parfois de grosses difficultés à déceler ou à parasiter leurs hôtes à l'état larvaire lorsque ceux-ci sont protégés par des tissus ligneux plus ou moins épais. Certains Insectes phytophages échappent ainsi à l'attaque de leurs parasites. L'importance de ce phénomène varie en fonction de la nature de la Plante et de l'organe végétal où se développe telle ou telle espèce de Coléoptère.

Le végétal n'exerce pas seulement une action directe sur les caractères éthologiques de l'espèce entomophage, il modifie aussi considérablement l'abondance et la répartition des hôtes. Par la sélection et les méthodes culturales, l'Homme s'efforce d'homogénéiser au maximum les stades végétatifs des plantes qu'il cultive. Cette orientation tend à raccourcir sensiblement la période d'existence des stades sensibles chez les Coléoptères et à accentuer les variations chronologiques de densité de ces Insectes phytophages. Selon l'espèce ou la variété cultivée, ces deux tendances seront plus ou moins accusées ; en conséquence, la rencontre entre l'hôte favorable et le parasite est plus ou moins aléatoire ; certains peuplements végétaux la rendent même impossible.

Cette résistance du milieu végétal (FLANDERS, 1940) est d'autant plus forte que l'espèce entomophage contracte des liens d'interdépendance plus étroits et plus complexes avec celui-ci. Les parasites polyvoltins arrivent ainsi à disparaître dans certaines monocultures. Le type d'association parasitaire est donc très différent selon le peuplement végétal et, au cours de l'année, les Hyménoptères sont obligés d'effectuer des changements périodiques d'habitat.

Toutefois, même dans les conditions optimales de peuplement végétal, les caractères biologiques des Insectes phytophages ne permettent pas une multiplication continue des parasites au cours de l'année. A une période d'abondance des hôtes relativement brève, succède invariablement une période de raréfaction très accusée. Les parasites polyvoltins atteignent alors un niveau de population tellement faible qu'ils ne peuvent ensuite profiter pleinement de l'accroissement rapide de la densité des proies. On pourrait supposer que les espèces entomophages qui présentent des alternances saisonnières d'hôtes sont plus favorisées. Il n'en est rien car, à l'automne, la population de l'hôte d'été se trouve déjà à un niveau critique alors que celle de l'hôte d'hiver est encore insignifiante. Des conditions identiques se rencontrent souvent au printemps. La période de pullulation des Insectes phytophages est souvent trop passagère pour permettre, entre temps, une multiplication sensible des

Insectes entomophages d'autant plus qu'une seule génération peut évoluer sur l'hôte d'hiver en raison des conditions thermiques défavorables. Le niveau de population du parasite dépend donc beaucoup moins de l'importance numérique totale des hôtes que de la durée et de l'importance de leur raréfaction à certaines périodes de l'année. Ici encore les caractères du peuplement végétal peuvent avoir une profonde influence.

VI. — INTERACTIONS HOTE-PARASITE

Le développement d'un parasite dans un hôte donné dépend, en premier lieu, des possibilités de rencontre des deux espèces. Cette action du milieu extérieur a été analysée dans les chapitres précédents (III et V).

Une fois que la coïncidence spatiale et chronologique des deux antagonistes a pu être réalisée, un certain nombre de conditions sont encore indispensables pour que le succès du parasitisme soit assuré. Il faut que les caractères éthologiques et morphologiques de l'hôte ne puissent s'opposer à l'introduction de l'œuf dans sa cavité générale. Il est ensuite nécessaire que les caractères physiologiques de ce milieu intérieur permettent un développement normal des stades immatures et que les réactions de défense de l'hôte ne provoquent pas l'élimination du parasite. Comme la vie endoparasitaire est assez longue et nécessite des besoins différents en fonction des stades et des âges, l'espèce entomophage doit pouvoir également s'adapter aux modifications physiologiques profondes qui se produisent, pendant ce temps, à l'intérieur de son hôte.

Enfin, la présence d'un parasite provoque, dans l'équilibre physiologique et les conditions de multiplication de l'Insecte phytophage, des perturbations qui ne sont pas sans influencer aussi, à plus ou moins brève échéance, les conditions de développement de l'espèce entomophage.

A. — INSTALLATION DU PARASITE A L'INTÉRIEUR DE SON HOTE

1° Résistance morphologique et éthologique de l'hôte.

Nous avons vu au chapitre V que les larves peuvent échapper en plus ou moins grande proportion à l'attaque des Hyménoptères. En dehors des caractères propres à l'espèce phytophage, le végétal semble jouer un rôle très important dans cette immunité relative. Par contre, la Plante n'intervient pas dans les relations entre les Coléoptères au stade adulte et leurs parasites spécifiques (*Euphorinae*).

Nous avons analysé le comportement de ponte de cette sous-famille au chapitre II. Le dépôt de l'œuf à l'intérieur de l'hôte demande souvent un temps assez long. Le parasite suit sa proie jusqu'à ce qu'elle s'arrête ; il s'oriente alors par rapport à celle-ci, la frappe à plusieurs reprises à l'aide de ses antennes. Il est souvent obligé de faire plusieurs essais avant de réussir à introduire son oviscapte à travers les membranes intersegmentaires. Très fréquemment, le Coléoptère importuné s'échappe avant d'être parasité, soit en se laissant tomber au sol (*Curculionidae*), soit en sautant (*Halticinae*).

Si nous avons observé un taux de parasitisme sensiblement égal chez les deux sexes d'un hôte donné, nous avons, par contre, noté de très grandes différences en fonction de l'espèce phytophage. En plein champ comme en essai de laboratoire, *C. quadridens* est l'espèce la plus fréquemment attaquée ; *C. assimilis* vient ensuite et *C. napi* est totalement immune. Nous avons pu constater que cette espèce induit un réflexe de recherche et de posture chez *Microctonus melanopus* sans que celui-ci parvienne à insérer son oviscapte à travers les téguments fortement chitinisés du Coléoptère.

Dans les conditions expérimentales, *C. pleurostigma* est aussi fréquemment parasité que *C. quadridens* mais, par contre, dans les conditions naturelles, la première espèce est très faiblement attaquée au cours du printemps. Il convient de souligner que celle-ci se trouve alors en période de diapause alors que *C. quadridens* est en période de reproduction. Après leur mue imaginale, ces Coléoptères univoltins sortent du sol (à l'exception de *C. napi*), se déplacent et s'alimentent sur les Crucifères. Mais leur activité se ralentit au bout de quelques jours et ils se réfugient dans le sol ou dans des tiges creuses, soit à l'intérieur du champ de Crucifères, soit dans des lieux plus particuliers souvent très éloignés de la niche écologique où se trouvent cantonnés leurs parasites (lisières de bois). Les *Microctonus* possèdent donc un laps de temps très court pour les parasiter à ce stade. Cette particularité éthologique est l'une des causes des différences considérables dans les taux de parasitisme observées chez une même espèce phytophage entre les individus en diapause et les individus en période de reproduction, l'autre cause étant la diminution de la population entomophage au moment où certains Coléoptères adultes manifestent leur arrêt de développement (tableau XXIV p 599).

2° Mauvaise adaptation physiologique.

Nous avons fait parasiter, le 14 mai 1954, diverses espèces de *Phyllotreta* (*P. nemorum, P. atra, P. undulata*) par des *Microctonus* issus de *P. nemorum*. Tous les individus de cette dernière espèce sont attaqués et les larves du parasite, arrivées à maturité, sortent de leur hôte entre le

1er et le 6 juin. La dissection des autres espèces d'Altises, effectuée le 10 juin, montre que toutes les larves de parasites qu'elles hébergeaient sont mortes à la fin du premier âge ; leur trophamnios ne s'est pas développé. Il y a tout lieu d'attribuer cette mortalité au manque de développement des cellules de la séreuse embryonnaire qui constituent l'alimentation normale de l'Insecte entomophage (chapitre II).

De telles erreurs dans l'instinct de ponte s'observent aussi dans la nature comme en témoignent les dissections d'Insectes de plein air (*P. atra* notamment). Lorsque cette espèce est parasitée, on remarque, assez fréquemment, que les cellules de la séreuse du parasite ne présentent pas d'hypertrophie si bien que les larves de *Microctonus* ne dépassent jamais le premier âge. Dans ces conditions, tout développement ultérieur semble, en effet, impossible.

B. — RÉACTIONS D'ENKYSTEMENT

Les œufs ou les jeunes larves de divers *Ophioninae* sont fréquemment emprisonnés dans des kystes de couleur généralement brun foncé, de consistance très dure. De telles réactions de l'hôte ont été observées dans le cas d'*Isurgus* sp. sur *Meligethes* sp., de *Thersilochus melanogaster* et *Aneuclis melanarius* sur *Psylliodes chrysocephala*, de *Thersilochus* sp. sur *Ceuthorrhynchus assimilis*. Cushman (1916) signale que *Thersilochus conotracheli* Riley parasite d'un Curculionide, *Conotrachelus nenuphar* Herbst., est strictement monoparasitaire ; les larves surnuméraires meurent et sont alors plus ou moins emprisonnées dans des masses cellulaires rappelant les kystes décrits par Timberlake (1912). Friederichs (1918), dans son étude sur *Isurgus morionellus*, parasite de *Meligethes aeneus*, donne une coupe embryonnaire d'un œuf très manifestement enkysté.

1° Historique.

La présence d'œufs et plus accidentellement de larves de parasites enkystés dans le corps de leur hôte a été signalée à plusieurs reprises par divers auteurs. Ces phénomènes ont été observés dans différents Insectes phytophages, principalement des Lépidoptères. Les parasites appartenaient en grande majorité à la famille des *Ichneumonidae* (presque exclusivement *Ophioninae*) ou des *Larvaevoridae*, très accidentellement des *Braconidae* (*Apanteles glomeratus*).

Selon Thompson (1930), ces phénomènes ne correspondent aucunement à une réaction de défense de l'hôte mais uniquement à une élimination de parasites morts ou affaiblis. En fait, la question est encore très discutée. Escherich (1942) estime que ces réactions phagocytaires de l'hôte ont été jusqu'alors insuffisamment étudiées et qu'une importance

toute particulière doit être attribuée à ces phénomènes. Déjà, les travaux de TIMBERLAKE (1912), MEYER (1926), PAILLOT (1928), BOESE (1935) insistent sur le fait qu'il s'agit vraisemblablement d'une réaction active. Cette réaction de l'hôte semble provenir de certains groupes de cellules sanguines : les phagocytes ou lymphocytes. THOMPSON (1930), BOESE (1935), TIMBERLAKE (1912) pensent que certains parasites échappent à de telles réactions à la suite du rejet de substances de protection provenant de leur métabolisme normal, ou de sécrétions particulières. Les travaux de FLANDERS (1930-1940) amènent à conclure à l'existence de telles réactions uniquement dans des hôtes anormaux, l'hôte normal étant neutre du point de vue « chimiotactique » (CUENOT, 1896) et ce phénomène ne prend un intérêt certain que dans le cas d'élevages de parasites sur des hôtes de remplacement en vue de la lutte biologique.

SCHNEIDER (1950) a publié plus récemment un travail extrêmement intéressant. Il a étudié le développement de deux Ichneumonides, *Diplazon laetatorius* et *D. fissorius*, sur des hôtes normaux et anormaux appartenant à la famille des *Syrphidae* (*Syrphus* sp., *Epistrophe* sp.). Il en tire un certain nombre de conclusions importantes :

— Dans tous les cas, l'enkystement est une cause primaire de la mortalité du parasite.

— Les lymphocytes sont moins attirés par la présence d'un corps étranger que par les produits spécifiques émis par le parasite.

— Les lymphocytes se transforment, par autolyse, en une carapace homogène sans que leur vacuolisation corresponde à la sécrétion d'une substance toxique pour l'entomophage.

— Il y a une sécrétion temporaire de la séreuse embryonnaire du parasite empêchant le dépôt ou l'autolyse complète des lymphocytes en une carapace dure et imperméable aux métabolites.

— Il existe différents types d'enkystement qui dépendent surtout de la nature de l'hôte. Tous les cas signalés dans la nature peuvent, d'après SCHNEIDER, être groupés en deux classes très différentes qu'il a qualifiées d'après le nom de l'hôte où il les a lui-même observées : type *ribesii* où le kyste a une structure continue et homogène, un aspect blanchâtre et gélatineux ; type *balteata* où le kyste, formé de couches superposées, de couleur brun foncé, anuclées, est très dur.

— Le succès de ces réactions dépend à la fois de l'hôte et du parasite. Le rôle joué par l'hôte est conditionné par l'âge et l'espèce dont dépendent le volume des lymphocytes, la rapidité d'attraction et d'autolyse de ces cellules en une gangue imperméable. Le parasite agit par la précocité et l'importance de son activité sécrétoire, celle-ci étant liée à l'espèce, au nombre de parasites vivant dans un même hôte, à la rapidité de leur développement.

Tout en constatant l'existence de quelques réactions dans le cas d'hôtes normaux, l'auteur signale qu'elles sont, soit atténuées, soit accidentelles ou tout au moins sans danger.

2° Cas de faux enkystements ou d'enkystements douteux.

Certaines particularités anatomiques du développement embryonnaire ont été parfois confondues avec des réactions phagocytaires. En effet, souvent, les jeunes larves au premier âge peuvent vivre un certain temps enfermées dans un chorion ou une séreuse embryonnaire très développée qui peut prêter à confusion (cas signalé antérieurement chez *Microctonus* ou *Mesochorus*). Des phénomènes analogues semblent correspondre aux descriptions de PLOTNIKOV (1914) pour *Heteropelma calcator*, de TOTHILL (1922) pour *Hypamblys albopictus*.

SALT (1931) signale que les larves au premier âge de *Collyria calcitrator* s'isolent, au moment de la mue, à l'intérieur d'une évagination de la peau de l'hôte dans la région latéro-ventrale. Ce peut être le résultat d'une hypertrophie des zones hypopleurales ou simplement les restes de la première mue. Selon ROSENBERG, les larves de *Trichomma enecator*, vraisemblablement au deuxième âge, sont enfermées dans un kyste translucide qui est étroitement attaché au tissu adipeux ou aux trachées de l'hôte et dont l'origine n'est pas définie.

Les lésions effectuées par le parasite sur certains organes peuvent aussi provoquer des réactions locales d'hyperplasie ou de cicatrisation qui sont différentes des vrais enkystements. De tels phénomènes ont été observés par MESNIL et d'AGUILAR (1945) autour de la cheminée d'aération de larves de Tachinaires.

3° Étude morphologique des réactions d'enkystement.

L'importance et la nature des réactions d'enkystement varient avec l'espèce hôte et l'espèce entomophage qui lui est associée.

Les *Isurgus* qui vivent à l'intérieur des larves de Méligèthes, sont l'objet de réactions d'enkystement presque exclusivement au stade embryonnaire. Au cours de dissections pratiquées en 1953, j'ai dénombré 15 œufs sains pour 12 enkystés et 35 larves saines pour deux présentant un début d'enkystement. L'année suivante, pour la même association hôte parasite, il y avait 2 œufs sains pour 13 enkystés et 3 larves saines. Le kyste, qui emprisonne complètement l'œuf, présente l'aspect d'une capsule brun noirâtre, mince, dure, du type *balteata*. La jeune larve, réussit parfois à faire éclater le kyste mais, le plus souvent, elle reste emprisonnée et meurt.

Nous verrons ultérieurement que tous les Hyménoptères étudiés

ici ont des mœurs monoparasitaires ; la larve la plus précocement apparue élimine tous ses concurrents, généralement peu après leur éclosion. Lorsque une femelle d'*Isurgus* pond plusieurs œufs dans un même hôte, dans certains cas, le parasite qui survit à la compétition intraspécifique n'est pas enkysté ; dans d'autres cas, tous les œufs sont encapsulés et il n'y a pas d'éclosion. Par contre, les autres Hyménoptères entomophages (*Braconidae*) qui vivent également dans les larves de Méligèthes ne subissent pas de réactions d'enkystement même lorsqu'il s'agit d'œufs ou de larves détruits par la compétition parasitaire inter- ou intraspécifique.

Dans le cas d'*Aneuclis incidens* qui vit aux dépens de *Psylliodes chrysocephala*, il n'y a jamais plus d'un individu par hôte. Il se forme

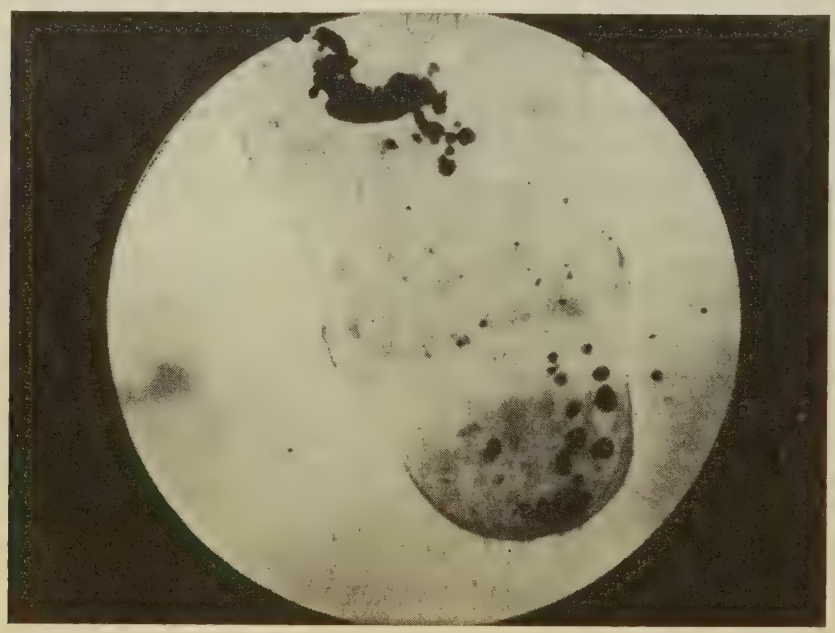

FIG. 33. — Réactions d'enkystement autour d'une larve au premier âge d'*Aneuclis melanarius*.

cependant, dès la fin du développement embryonnaire, un kyste du type « *balteata* », et il n'y a généralement pas d'éclosion. Dans les rares cas où la larve réussit à sortir, elle est immédiatement l'objet de réactions de la part de son hôte qui l'emprisonne à nouveau. Elle réussit, en général, à faire éclater cette enveloppe, dont les débris, entraînés par le courant sanguin, s'accumulent au niveau de pygidium (fig. 33). Dans les hôtes ayant atteint la fin du 2e âge ou le 3e âge, elle peut encore subir un emprisonnement partiel, limité toutefois à l'appendice caudal.

Thersilochus melanogaster qui parasite également *Psylliodes chrysocephala* est l'objet d'enkystements de même nature. Toutefois, les réactions sur les œufs sont très localisées et se manifestent généralement au

moment de l'éclosion. Ce sont principalement les larves de premier âge qui sont atteintes.

Chez les Curculionides, notamment chez *C. assimilis*, *C. napi*, l'agrégation hémocytaire n'a été observée que sur les larves surnuméraires de *Thersilochina*. Le kyste est souvent partiel et forme un amas gélatineux du type « *ribesii* ».

4° Caractères biologiques des réactions vis-à-vis de Th. melanogaster.

Dans la majorité des cas, ces réactions se déclenchent au moment de l'éclosion de la première larve de *Thersilochus*. Il se forme immédiatement, autour de l'orifice de sortie, un agrégat hémocytaire qui

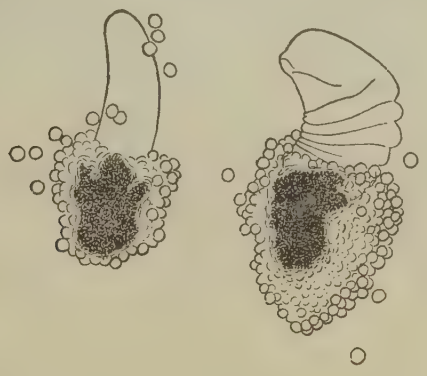

FIG. 34. — Déclenchement d'une réaction d'enkystement peu après l'éclosion d'une larve de *Th. melanogaster*.

s'autolyse rapidement en une substance indifférenciée dure, de couleur brun foncé. Dès sa sortie, la larve est, elle aussi, emprisonnée de la même manière ; les hémocytes s'accumulent principalement à l'extrémité de l'abdomen et de la capsule céphalique où il persiste des débris de la séreuse embryonnaire (fig. 34). A 18°, le kyste prend une coloration brunâtre 48 heures après sa formation et atteint son état définitif au bout de 4 jours. L'agrégation hémocytaire semble se produire principalement au cours des premières heures ; ces cellules s'autolysent par la suite tandis que l'apport de nouveau matériel se ralentit de plus en plus.

La précocité et l'importance de ces enkystements dépendent généralement du nombre d'œufs présents dans le corps de l'hôte et du décalage de leurs développements.

Dans les cas de monoparasitisme, il arrive qu'il n'y ait aucune réaction ; toutefois, en règle générale, il y a au moins formation d'un anneau ou d'une coiffe autour de l'orifice de sortie de la larve. Cette dernière est aussi plus ou moins partiellement entourée d'hémocytes mais réussit rapidement à se dégager.

Lorsqu'il y a superparasitisme, les réactions sont plus violentes et plus précoces. Si les œufs ont été pondus sensiblement à la même date, l'agrégation hémocytaire commence souvent avant l'éclosion. Elle se localise, d'abord, au niveau du micropyle mais peut gagner toute la surface du chorion. Ces kystes embryonnaires sont souvent nettement moins importants pour l'œuf qui donnera naissance à la larve survivante (coiffe micropylaire).

Lorsqu'il y a un écart sensible de développement entre les individus, il est assez fréquent de constater un emprisonnement complet des œufs

FIG. 35. — Kystes embryonnaires et larvaires de *Th. melanogaster*.

tardivement pondus au moment de l'éclosion de la première larve ; ceux-ci n'écloront pas.

Dans le cas contraire, toutes les larves réussissent à se libérer mais les individus surnuméraires présentent déjà des caractères pathologiques (mouvements lents, rabougrissement) et sont immédiatement, parfois même avant leur sortie complète de l'œuf, l'objet de réactions encore plus spectaculaires. Ces kystes larvaires, en forme de fuseau ou de virgule, sont très faciles à différencier des kystes embryonnaires ovoïdes (fig 35). Les deux types sont souvent accolés ou plus ou moins confluents. L'emprisonnement est total et définitif. La larve survivante est également entourée d'hémocytes mais l'attaque se limite souvent à la région caudale. Il est assez fréquent qu'elle soit totalement enrobée mais elle réussit à se

dégager, soit en faisant éclater le kyste, soit en sortant par la partie ventrale où l'autolyse des hémocytes, phénomène premier de l'enkystement, est moins rapide. Il est ensuite exceptionnel que cette larve soit l'objet de nouvelles réactions. Les kystes et leurs débris sont entraînés par le courant sanguin et accumulés dans la région pygidiale. Quand la mobilisation hémocytaire de l'hôte est particulièrement violente, il peut se former des amas de kystes minuscules sur ses propres troncs trachéens.

5° Caractères physiologiques des réactions d'enkystement.

Influence de l'espèce hôte.

Nous avons constaté que des divers Coléoptères parasités par des espèces entomophages à caractères biologiques et physiologiques extrêmement voisins, ne présentent pas les mêmes types de réactions. Celles-ci peuvent être localisées principalement sur les œufs (*Meligethes*) ou au contraire sur les larves. Elles peuvent conduire à la formation de kystes volumineux extrêmement durs (*Psylliodes*) ou se limiter à des agrégats hémocytaires gélatineux n'affectant que les larves surnuméraires.

Influence de l'âge de l'hôte.

Th. melanogaster effectue sa ponte dans des larves d'Altise plus ou moins développées et, quel que soit l'âge de la larve, nous avons constaté, dans tous les cas, des réactions aussi violentes. Par contre, SCHNEIDER avait remarqué que les réactions étaient plus marquées dans les larves hôtes âgées d'un jour que dans celles qui étaient plus anciennes.

Les enkystements ne se manifestent d'ailleurs pas uniquement au stade larvaire de l'hôte. En effet, dans une prénymphe d'Altise, nous avons trouvé une larve de *Th. melanogaster* au troisième âge qui était aussi en cours d'enkystement.

Même les adultes réagissent parfois contre leurs parasites. Ainsi, lorsque, à ce stade, les *Phyllotreta* et notamment *P. atra* hébergent des Nématodes (*Howardula*), ceux-ci sont parfois emprisonnés dans des kystes du type « *balteata* ». Il arrive également que les œufs et larves surnuméraires de *Microctonus* soient exceptionnellement l'objet d'agrégations hémocytaires du type « *ribesii* ».

Causes de déclenchement de ces réactions.

Plusieurs auteurs pensent que ces phénomènes sont provoqués par la présence d'un corps étranger dans la cavité générale de l'hôte. Récemment, MULDREW (1953) a obtenu de telles réactions autour d'épines introduites dans le corps de *Pristiphora erichsonii* HTG. En fait, très souvent, le cho-

rion de l'œuf, corps inerte, n'est pas enkysté ; l'agrégation hémocytaire, dans les cas où elle se produit autour de cet organe, ne se poursuit pas après l'éclosion de la jeune larve ; celle-ci est, par contre, aussitôt l'objet de réactions de défense extrêmement violentes. Il semble donc que ce sont plutôt, comme le pense SCHNEIDER, les produits du métabolisme embryonnaire et larvaire qui provoquent de telles réactions. Elles se déclenchent souvent brutalement au moment de l'éclosion et se localisent à l'orifice de sortie et autour de la jeune larve. S'il y a enkystement embryonnaire précoce, il débute dans la zone micropylaire.

Nous avons vu, d'autre part, qu'il existe de très grosses différences dans l'intensité des phénomènes selon que la larve parasite est parfaitement saine ou présente des caractères pathologiques. Les larves qui n'ont pas à souffrir de la compétition parasitaire sont parfois absolument indemnes ou tout au moins faiblement affectées. S'il y a un décalage marqué dans la ponte de plusieurs œufs dans un même hôte, la larve qui éclot la première peut inhiber le développement embryonnaire des autres parasites ; dans ce cas des, réactions violentes se manifestent très précocement autour des individus surnuméraires. Il y a une corrélation étroite entre la précocité et l'intensité des enkystements, d'une part, et la vitalité du parasite, d'autre part ; avant d'être emprisonnés par les hémocytes, les individus surnuméraires présentent déjà des caractères léthaux. Ces faits semblent prouver qu'il ne s'agit pas à proprement parler d'une réaction de défense (c'est-à-dire de destruction des parasites) mais d'un mode d'élimination d'individus morts ou affaiblis comme le pensait THOMPSON (1930).

On peut alors émettre deux hypothèses : les individus déficients attirent les hémocytes ou les individus sains inhibent leur agrégation.

La première hypothèse semble controversée par les observations sur diverses espèces parasites autres que les *Ophioninae*. Les larves de *Meligethes* et *Psylliodes* sont attaquées par d'autres espèces entomophages : *Braconidae* appartenant aux genres *Diospilus*, *Calyptus*, *Blacus*. Or, dans ce cas, nous n'avons jamais constaté d'enkystements, aussi bien autour des larves saines qu'autour des œufs et des larves surnuméraires. Ces espèces ont pourtant la même biologie et le même comportement alimentaire que les *Ophioninae*. Il faudrait alors supposer que la substance attractive soit uniquement excrétée par cette sous-famille.

Nous avons fait parasiter des larves de *Psylliodes chrysocephala* par *Diospilus morosus* et ensuite par *Thersilochus melanogaster* de façon à avoir les deux espèces en compétition dans un même hôte. Les larves de la première espèce ont été les premières à éclore et ont détruit les larves de la deuxième espèce. Dans les hôtes où il n'y avait en présence qu'un ou deux individus de chaque espèce parasite, nous avons constaté des réactions d'enkystement, d'ailleurs très atténuées, uniquement sur les

Thersilochus. Par contre, lorsque le superparasitisme était très élevé et qu'il se trouvait plusieurs larves de *Diospilus* associées à une ou plusieurs larves de *Thersilochus*, aucun individu des deux espèces n'était enkysté.

Ces résultats confirment l'hypothèse de SCHNEIDER selon laquelle il y a sécrétion par le parasite d'une substance qui empêche l'agrégation hémocytaire. Le fait que des larves d'*Ophioninae* apparemment saines soient malgré tout l'objet de réactions dans des hôtes où ils peuvent effectuer un développement normal, laisse supposer que cette sous-famille présente vraisemblablement une déficience secrétoire qui la rend vulnérable aux réactions de défense de son hôte. Lorsque les *Ophioninae* se trouvent associés à un nombre suffisamment élevé de parasites qui appartiennent à une espèce (*Diospilus* sp.) ne présentant pas cette déficience, ils échappent eux aussi à l'enkystement. La raréfaction de cette substance est d'autant plus accusée que les Insectes présentent un état d'affaiblissement plus marqué (larves élevées dans un hôte mal adapté ou en surnombre dans un hôte normal).

Cependant, BILIOTTI (1958) signale que l'élevage sur des hôtes anormaux ne provoque pas obligatoirement une réaction d'enkystement ; ce caractère peut s'expliquer par le fait suivant : certains hôtes que le parasite n'a aucune chance de rencontrer dans les conditions naturelles, ne sont pas pour autant physiologiquement inadaptés ; l'Insecte entomophage peut y poursuivre un développement normal (tout au moins pendant un certain temps) et faire preuve d'une activité sécrétoire importante.

6° Importance des réactions d'enkystement.

Dans la majorité des cas, l'intensité et le succès des réactions d'enkystement sont, de toute évidence, en corrélation directe avec un état d'affaiblissement du parasite. Ces réactions se produisent surtout sur des individus surnuméraires qui, de toute façon, sont éliminés par le jeu de la compétition inter- ou intraspécifique. D'ailleurs l'apparition des caractères léthaux est antérieure à celle des agrégations hémocytaires.

Toutefois, les individus qui ne sont pas apparemment affectés par la compétition parasitaire et qui se trouvent dans un hôte naturel, où ils effectuent normalement leur développement complet, sont parfois éliminés à un stade précoce et cette élimination s'accompagne d'une violente réaction phagocytaire. Cette larve peut être seule (monoparasitisme) ou en compagnie de larves surnuméraires de la même espèce (superparasitisme). De tels accidents sont relativement fréquents avec *Aneuclis melanarius*. Ils sont plus rares avec *Isurgus* sp. et *Thersilochus melanogaster*. Chez cette dernière espèce, la proportion était respectivement de 1 p. 100 en 1953 et de 10 p. 100 en 1954. Il n'est pas impossible que les facteurs climatiques aient une action sur ce pourcentage. Ainsi, chez *Mesoleius tenthredinis*

qui est l'objet de réactions d'enkystement à l'intérieur de son hôte *Pristophora erichsoni*, MULDREW a constaté que plus l'été est chaud, plus le kyste qui entoure l'œuf est mince et clair et plus, également, il y a d'éclosions.

Dans le cas particulier où les parasites ne sont apparemment pas affectés par la compétition intraspécifique, doit-on attribuer leur élimina-

FIG. 36. — Mâle fertile de *P. chrysocephala* L. possédant, à l'intérieur de la cavité abdominale des kystes embryonnaire et larvaire de *Th. melanogaster*.

tion à l'action directe des enkystements? Il faut reconnaître que chez les Charançons tels que *C. napi* et *C. quadridens* qui ne manifestent pas de réactions violentes de défense, nous n'avons pratiquement pas trouvé de parasites solitaires morts à l'intérieur des hôtes. En fait, toutes les observations mentionnées antérieurement nous permettent de conclure que la présence des phénomènes d'enkystement traduit une mauvaise adaptation physiologique de l'Hyménoptère à l'hôte qui lui est associé. Ces parasites apparemment sains sont en fait voués de toute façon à la mort et

leur enkystement n'est qu'une manifestation très spectaculaire mais secondaire de cet état morbide.

Il est intéressant de suivre le développement des hôtes qui ont réussi à enkyster tous leurs parasites. Comme les kystes sont situés dans la cavité générale, ils ne peuvent être éliminés par les mues larvaires et nymphales. Ils ne sont pas non plus résorbés. Dans ces conditions, la larve hôte subit parfois une gêne mécanique si importante qu'elle meurt précocement. Cet accident se produit lorsque plusieurs kystes embryonnaires (cas de *Th. melanogaster*) se trouvent à l'intérieur de larves de Coléoptères encore jeunes ou lorsqu'un seul kyste larvaire très volumineux (cas d'*Aneuclis melanarius*) se trouve dans des larves d'un âge plus avancé. Plus fréquemment, les accidents apparaissent au moment de la mue imaginale de l'hôte. Ceux-ci peuvent parfois entraîner la mort de la nymphe (kyste dans la région thoraco-céphalique) ou la déformation, l'absence de pigmentation de l'abdomen de l'adulte (kyste abdominal). De tels accidents ont été observés dans le cas de la formation de kystes volumineux (*Aneuclis melanarius*). Dans le cas de *Th. melanogaster*, les kystes de taille plus réduite sont localisés dans la région abdominale ; ils ne sont pas résorbés mais les Coléoptères arrivent, malgré tout, à se reproduire. Des dissections d'Altises adultes, effectuées plusieurs mois après la mue imaginale, ont montré que leurs ovaires aussi bien que leurs testicules sont normaux (fig. 36).

C. — AJUSTEMENTS PHYSIOLOGIQUES ENTRE LE DÉVELOPPEMENT DE L'HOTE ET CELUI DU PARASITE

Les espèces entomophages que nous avons étudiées ont toutes des mœurs strictement endoparasitaires et sont, durant la plus grande partie de leur développement, en contact constant avec le milieu intérieur de leur hôte. Elles en sont directement tributaires pour leur alimentation et leur métabolisme respiratoire ; il n'est pas impossible qu'il existe aussi certaines interactions à caractère humoral. Selon l'espèce, le stade, l'âge et l'état physiologique de l'Insecte phytophage, les caractères biologiques de l'Insecte entomophage peuvent, de ce fait, être sensiblement modifiés.

1° Historique.

Plusieurs auteurs ont signalé que, selon le degré de voltinisme de diverses lignées d'une même espèce hôte, le parasite a lui-même un cycle uni-, bi- ou polyvoltin : *Chelonus annulipes* (Bradley et Arbuthnot, 1938), *Ascogaster carpocapsae* (Cox, 1932), *Aplomya caesar* (Wishart, 1945). Lorsqu'un Insecte entomophage peu spécifique parasite

diverses espèces hôtes, il a bien souvent un développement continu chez les espèces polyvoltines et manifeste, au contraire, un arrêt de développement, généralement au premier âge larvaire, pendant la diapause de ses hôtes oligo- ou univoltins : *Apanteles glomeratus* (Faure, 1926), *Brachymeria compsilurae* (Dowden, 1935), *Diplazon fissorius* (Schneider, 1950), *Phryxe caudata* (Biliotti, 1956), *Carcelia obesa* (Klomp, 1958). Le parasite embryonnaire, *Trichogramma cacoeciae*, possède la particularité d'avoir deux générations successives sur les œufs d'une même ponte de *Cacoecia* (Marchal, 1936). La première génération effectue un cycle complet avec diapause larvaire lorsque l'œuf du Lépidoptère est lui-même en état de diapause ; la deuxième génération pond sur les œufs réactivés du Papillon et, cette fois, la larve de l'Insecte entomophage a un développement continu.

Schneider (1950) a pu montrer que, dans le cas de *Diplazon*, c'est l'état physiologique de l'hôte qui conditionne directement l'arrêt de développement du parasite. Lorsqu'il introduit artificiellement des larves de *Diplazon* en pleine croissance à l'intérieur des larves d'*Epistrophe bifasciata* en diapause, les parasites cessent immédiatement de se développer. Par contre, lorsqu'il transporte, dans des *E. balteata* en cours de pupification, des larves de parasites en arrêt de développement, celles-ci reprennent aussitôt leur croissance.

Il n'est d'ailleurs pas nécessaire qu'il y ait un arrêt brutal de l'activité physiologique de l'hôte pour qu'apparaisse un arrêt ou un ralentissement de la croissance du parasite. Un tel phénomène peut être induit par les particularités physiologiques de telle ou telle période de développement de l'hôte. La croissance de l'Insecte entomophage reprend brusquement lorsque l'Insecte phytophage atteint un stade morphologique précis : quatrième âge larvaire (*Phryxe caudata* : Biliotti, 1956), pupification (*Diplazon fissorius* : Schneider, 1950 ; *Carcelia obesa* : Klomp, 1958), maturation des ovaires (*Diversinervus smithi* : Flanders, 1944). De telles corrélations ont été observées chez de nombreuses espèces entomophages : *Ichneumonidae*, *Encyrtidae*, *Tachinidae*, etc. Le cas le plus spectaculaire est celui des *Platygasterinae* qui pondent dans les œufs de divers Insectes ; le stimulus qui permet l'achèvement du développement du parasite est produit par les modifications physiologiques qui accompagnent la pupaison de son hôte (Clausen, 1940).

Lorsque l'Insecte entomophage a la possibilité de pondre dans des œufs ou des larves plus ou moins âgées, les parasites de deuxième génération présentent alors un arrêt de croissance d'autant plus long que les œufs dont ils sont issus ont été déposés à un stade plus précoce de l'hôte. De telles observations ont été effectuées notamment avec *Quaylea whittieri* (Flanders, 1944), *Phryxe caudata* (Biliotti, 1956), *Carcelia obesa* (Klomp, 1958). La durée variable de cet arrêt de croissance permet

une synchronisation précise entre les étapes ultimes du développement de l'Insecte entomophage et de l'Insecte phytophage.

2° Influence de la diapause de l'hôte sur le développement du parasite.

Nous avons vu antérieurement que les diverses espèces de Coléoptères présentent en quasi-totalité une diapause à l'état adulte. Quelle va être son incidence sur le développement des parasites imaginaux et notamment des *Microctonus*?

Nous avons effectué, au cours des années 1954 et 1955, des dissections périodiques de *C. assimilis*. Tous les Insectes de deuxième génération capturés de la fin du mois de juin au mois d'octobre, c'est-à-dire en période de diapause, renferment des parasites à l'état embryonnaire ou au premier stade larvaire ; en aucun cas, nous n'avons observé de larves ayant une taille supérieure à 1300 μ (fin du 1er âge).

Nous avons, dans le courant du mois de juillet, réalisé, au laboratoire, des essais d'infestation sur des Charançons de première génération en période de reproduction et sur de jeunes imagos de deuxième génération (âgés de 1 à 30 jours, c'est-à-dire en état de prédiapause ou de diapause). Sur les vieux adultes élevés à 20°, nous avons obtenu une évolution continue et rapide du parasite qui a éclos dans des délais extrêmement brefs (trois semaines) alors que sur les Coléoptères de seconde génération, aucune larve parasite n'est encore arrivée à maturité deux mois après le début de l'essai. Des dissections périodiques des Charançons ont montré que le développement embryonnaire du parasite s'effectue selon un temps normal (4 jours) mais que le développement larvaire, déjà très lent à son début, cesse pratiquement par la suite et la larve reste en arrêt de développement au premier âge.

Les résultats sont d'ailleurs sensiblement différents selon l'âge de l'hôte au moment de la ponte de l'Insecte entomophage. Lorsque l'œuf de *Microctonus* est déposé dans des adultes qui viennent de naître (période de prédiapause), le parasite atteint la fin du premier âge larvaire 10 à 15 jours plus tard ; dans un cas, nous avons même observé une mue au deuxième âge à cette date. Lorsque les adultes sont parasités 15 à 20 jours après leur mue imaginale (période de diapause), aucune larve de premier âge n'a encore atteint sa taille maximum 20 à 30 jours après la ponte du *Microctonus*. Ces différences montrent bien les relations existant entre la physiologie de l'hôte et la croissance du parasite. En période de prédiapause, l'Insecte présente pendant quelques jours une activité métabolique intense qui stimule momentanément le développement du parasite. En période de diapause de l'hôte, l'activité très faible du métabolisme ne permet qu'une croissance larvaire extrêmement lente du

parasite. L'influence de l'hôte se manifeste, d'ailleurs, à la fois et d'une façon tout aussi marquée, non seulement sur la durée de développement du parasite mais encore sur la dégénérescence adipeuse des cellules de son trophamnios dont la croissance est corrélativement ralentie. Ces cellules ne dépassent pas une taille de 40 à 75 μ durant la période de diapause.

Cet arrêt de développement se maintient pendant tout l'hiver et les premiers Charançons capturés au printemps suivant, que ce soit *C. assimilis* ou *C. quadridens*, renferment des larves parasites au premier âge qui ne dépassent jamais 1260 à 1500 μ : les cellules du trophamnios ont conservé une taille de 45 à 90 μ, en moyenne 60 μ. Si les Charançons sont alors placés à 20°, les parasites effectuent, presque aussitôt, leur première mue et leur développement devient aussi rapide que lorsqu'il se déroule dans des hôtes en période de reproduction.

Sur les diverses Altises du genre *Phyllotreta*, les phénomènes sont exactement les mêmes ; les premiers Insectes qui reprennent leur activité au printemps, contiennent des larves au premier âge de 1150 à 1500μ ; la taille des cellules de leur trophamnios oscille entre 30 et 60 μ. Mais ces Hyménoptères sont fréquemment parasités à leur tour par des *Mesochorus* (p. 503). On note alors que ces derniers subissent aussi un arrêt de développement concomitant. Ils hivernent à l'état de larves de premier âge mesurant 540 à 660 μ. Le parasite primaire recommence à se développer dès que l'hôte a repris son activité mais le parasite secondaire conserve une croissance ralentie jusqu'à ce que le *Microctonus* ait atteint le stade prénymphal.

De tels faits se retrouvent dans d'autres cas de parasitisme. Deux espèces bivoltines de *Phyllotreta*, *P. aerea* et *P. consobrina*, sont parasitées par un Nématode du genre *Howardula* qui envahit très souvent la cavité générale de ces Insectes peu avant leur mue imaginale. Si l'Altise ne présente pas de diapause, les Nématodes commencent à se reproduire peu après l'éclosion de l'Insecte phytophage. Par contre, si l'hôte a une diapause, la reproduction du parasite est bloquée. Mais, contrairement à ce qui est observé chez les Insectes qui présentent une diapause imaginale, l'arrêt de la fonction de reproduction du Nématode se produit alors que les gonades sont arrivées au terme de leur croissance et de leur différenciation ; les ovaires sont mûrs et remplis d'œufs à différents stades de leur embryogenèse. Ainsi, la reprise d'activité des Altises est accompagnée de l'éclosion des premières larves d'*Howardula*. Le développement de ces Nématodes constitue un test biologique très sensible de l'état physiologique de leur hôte.

Sur *C. assimilis* et *C. quadridens*, le taux de parasitisme dû à *Microctonus melanopus* est toujours très élevé parmi ceux des Charançons qui

reprennent précocement leur activité printanière (mars, début avril : tableau XXIV). Ce pourcentage d'Insectes parasités diminue au fur et à mesure de l'accroissement numérique de la population imaginale des Charançons. Cette réduction du taux de parasitisme pourrait être attribuée à l'évolution rapide des larves de *Microctonus* qui auraient ainsi disparu dès le mois d'avril. En fait il n'en est rien car ces parasites quittent leurs hôtes et se nymphosent normalement en mai. Si les Charançons tardifs sont relativement indemnes, cela est dû au fait que les individus porteurs de parasites reprennent leur activité plus précocement que les autres ; la présence du *Microctonus* à l'intérieur du Coléoptère provoque donc une rupture anticipée de la diapause de ce dernier.

Tableau XXIV.

Taux de parasitisme imaginal observé chez divers Ceuthorrhynchus nuisibles aux Crucifères (Versailles, 1954, 1955). R : *Coléoptères en période de reproduction ;* D : *Coléoptères en période de diapause ;* x : *nombre d'hôtes trop faible pour pouvoir apprécier le taux de parasitisme.*

1954							1955						
Dates de récolte	*C. assimilis*		*C. quadridens*		*C. pleurostigma*		Dates de récolte	*C. assimilis*		*C. quadridens*		*C. pleurostigma*	
	R	D	R	D	R	D		R	D	R	D	R	D
11/3			33				25/3	50		15		0	
6/4	x		x				5/4	50		33			
12/4			30				11/4	70		x			
16/4	67						14/4	47		x			
21/4	21						19/4	60		x			
27/4	10						22/4	28		x			
3/5	6						30/4	20		x			
11/5	5,5						6/5	12,5		0			
18/5	2						17/5	4,5		0			
28/5	0						23/5	1		0			
4/6	0		0				1/6	0		0			0
8/6	6		10				7/6	10		21,5			0
15/6	31		50,5				13/6	25		43			x
22/6	51		86				21/6	41,2		76,5	x		x
29/6	64		100				28/6	41,4		50	x		
5/7	50	x	80				6/7	30,8	x	0	0		0
12/7	40	0	53	0		0	12/7	3	0	0			0
19/7	10	x		x			18/7	0	0				0
27/7		0					25/7	x	30				x
3/8		0					1/8	x	27		0		
9/8		0					8/8		0				0
17/8		16,5				x	16/8		0				
26/8		13				0	23/8		0				
2/9		50				0	4/9						
10/9		x					22/9						
17/9		x					27/9						
							4/10						
							11/10		x				

Nous avons constaté des phénomènes analogues chez les diverses Altises appartenant au genre *Phyllotreta* mais les résultats sont moins significatifs car le taux de parasitisme est généralement moins important.

L'hypothèse d'une réactivation de l'hôte par le parasite semble justifiée par des faits analogues recueillis dans des cas de parasitisme par d'autres Insectes. Le Chloropide *Lipara lutens* qui hiverne normalement

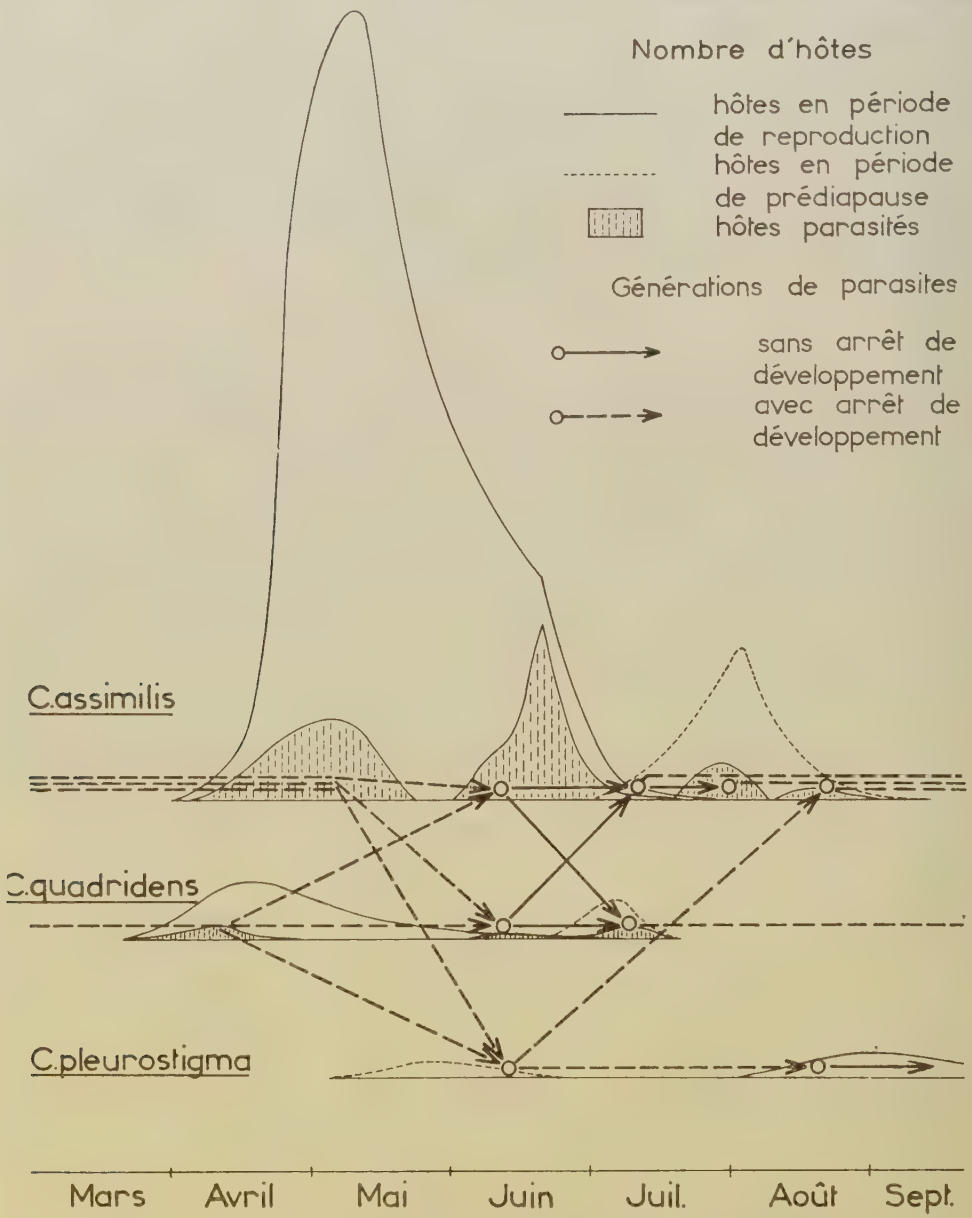

FIG. 37. — Fluctuations saisonnières de la population imaginale de divers *Ceuthorrhynchus* et succession des générations de leur parasite *Microctonus melanopus* (Versailles, 1954).

à l'état larvaire, forme prématurément son puparium lorsqu'il est attaqué par un Braconide, *Polemon liparae* (VARLEY et BUTLER, 1953). L'Ichneumonide *Diplazon pectoratorius* accélère aussi la pupification de son hôte (SCHNEIDER, 1950) ; injecté artificiellement dans l'abdomen d'une larve d'*Epistrophe* qui a été ligaturée transversalement, seule la partie

postérieure de l'hôte se transforme en pupe ; ce résultat montre d'ailleurs que le parasite exerce une action directe sur les tissus de l'hôte sans passer par l'intermédiaire des centres endocriniens.

Ces adaptations ont une grande importance écologique. L'arrêt de développement du parasite, induit par la diapause du Coléoptère, facilite la survivance de l'espèce entomophage. En effet, pendant cette période, l'hôte cesse toute activité et se réfugie dans des lieux souvent inaccessibles aux parasites adultes. Par ailleurs, l'élimination anticipée de la diapause du Coléoptère par l'Insecte entomophage permet à celui-ci d'atteindre prématurément le stade imaginal et de pondre à une époque où les Insectes phytophages sont encore abondants.

Dans un peuplement de Crucifères, *Microctonus melanopus* peut rencontrer plusieurs espèces hôtes : *C. assimilis*, *C. quadridens*. *C. pleurostigma*.

Sur *C. assimilis*, il hivernera au stade L_1 ; les Hyménoptères adultes de première génération, qui apparaissent vers la mi-juin, ne pourront pondre que sur des Insectes en période de reproduction et donneront naissance à une nouvelle génération à la mi-juillet. Celle-ci aura le choix entre des hôtes mûrs et des hôtes en période de prédiapause. Une fraction de la descendance donnera une nouvelle génération en août, tandis que les autres Hyménoptères resteront en arrêt de développement jusqu'au printemps suivant.

Sur *C. quadridens*, le cycle biologique sera sensiblement le même mais, l'Insecte phytophage qui reprend son activité plus précocement au printemps, donnera naissance à une première génération de *Microctonus* dès le début du mois de juin.

Avec *C. pleurostigma* (génération hivernale), le cycle sera totalement différent. L'hôte a une diapause estivale (mai à août). Le parasite présentera généralement, durant cette période, un arrêt de développement ; par contre, plusieurs générations continues pourront se succéder durant l'automne et l'hiver sur les Coléoptères en période de reproduction.

Les caractères biologiques et physiologiques des diverses espèces hôtes donnent au parasite des caractères biologiques totalement différents. Des échanges d'hôtes se produisent d'ailleurs au cours des générations qui compliquent encore les cycles biologiques et permettent un étalement de l'activité parasitaire de *Microctonus melanopus* du printemps à l'automne (fig. 37). Des particularités biologiques analogues à celles que nous venons de mentionner existent dans le cas des *Euphorinae* associés aux *Phyllotreta* (fig. 41).

3° Relation entre la croissance larvaire de l'hôte et celle du parasite.

Lorsque les larves de *Psylliodes* sont élevées dans des pétioles, c'est-à-dire dans un organe où le parasite peut facilement les atteindre, celui-ci pond dans des hôtes à des âges très différents (1er, 2e, 3e âge). Cette

aptitude se manifeste d'ailleurs aussi bien chez *Thersilochus melanogaster* que chez *Diospilus morosus*.

Nous avons donc fait parasiter, au même moment, par *Th. melanogaster*, des larves de *P. chrysocephala* qui étaient alors à des âges très différents. Ces Insectes ont été ensuite élevés à une température constante de 18° et, à des dates échelonnées, nous avons contrôlé l'évolution de l'hôte et de son parasite. Quel que soit l'âge de l'Altise au moment où elle est parasitée, *Th. melanogaster* termine son développement larvaire au moment où son hôte aurait dû normalement se nymphoser s'il était indemne. Comme la durée du développement larvaire et prénymphal de l'Insecte phytophage n'est pas modifiée par la présence de l'Hyménoptère, cette constatation implique que le parasite a un développement d'autant plus rapide qu'il a été pondu dans une larve plus âgée.

A 18°, le laps de temps séparant la fin du premier âge de la fin du troisième âge de l'Altise est de 15 jours environ. Le parasite issu d'un œuf déposé dans une larve au troisième âge met donc, pour effectuer son développement embryonnaire et larvaire, 15 jours de moins qu'un parasite issu d'un œuf déposé dans une larve de premier âge. Cette influence de l'état physiologique de l'hôte est confirmée par les dissections effectuées à des dates échelonnées (tableau XXV). Celle qui a été réalisée 22 à 25 jours après la date de parasitisme est particulièrement démonstrative : si l'Altise a été parasitée au premier âge, certaines larves de *Thersilochus* sont encore au premier âge (1350 μ); par contre, si l'Altise a été parasitée au troisième âge, l'Insecte entomophage a alors atteint le stade nymphal.

TABLEAU XXV

Relation entre le développement de P. chrysocephala et celui de son parasite larvaire Th. melanogaster (PN : *prénymphe* ; N : *nymphe* ; A : *adulte*).

Age de l'hôte au moment du parasitisme	Stade de développement de l'hôte et de son parasite en fonction de la durée du séjour à 18 °C				
		10 j	15 j.	20 j.	22-25 j.
L_1	hôte parasite	fin L_2, début L_3 570-660 μ	fin L_3 840-1230 μ	jeune PN 1260 μ	PN 1350-2150 μ
L_2	hôte parasite	mi à fin L_3 750-960 μ	jeune PN 960-1500 μ	PN 1350-1800 μ	fin PN et N 1800-3600 μ
Début L_3	hôte parasite	jeune PN 960-1360 μ	PN 1800 μ	fin PN et N 2850-3800 μ	N PN
Fin L_3	hôte parasite				A N

Cette étude nous a permis de préciser que l'état physiologique de l'hôte n'a aucune influence sur la durée de l'embryogenèse mais seule-

ment sur la durée de la croissance larvaire du parasite. Cette influence se limite d'ailleurs au premier âge dont la vitesse de croissance, à une température donnée, est d'autant plus lente qu'il se développe dans un stade plus précoce de l'Altise. Par contre, quel que soit l'âge de l'hôte au moment de la ponte, la première mue du parasite se produit toujours 4 à 5 jours après l'enfouissement de la larve de l'Altise (fig. 38). A partir de ce moment, le développement du parasite qui se nourrit des histoblastes de la prénymphe du Coléoptère, est extrêmement rapide. Sa vitesse de croissance est uniquement fonction de la température ambiante.

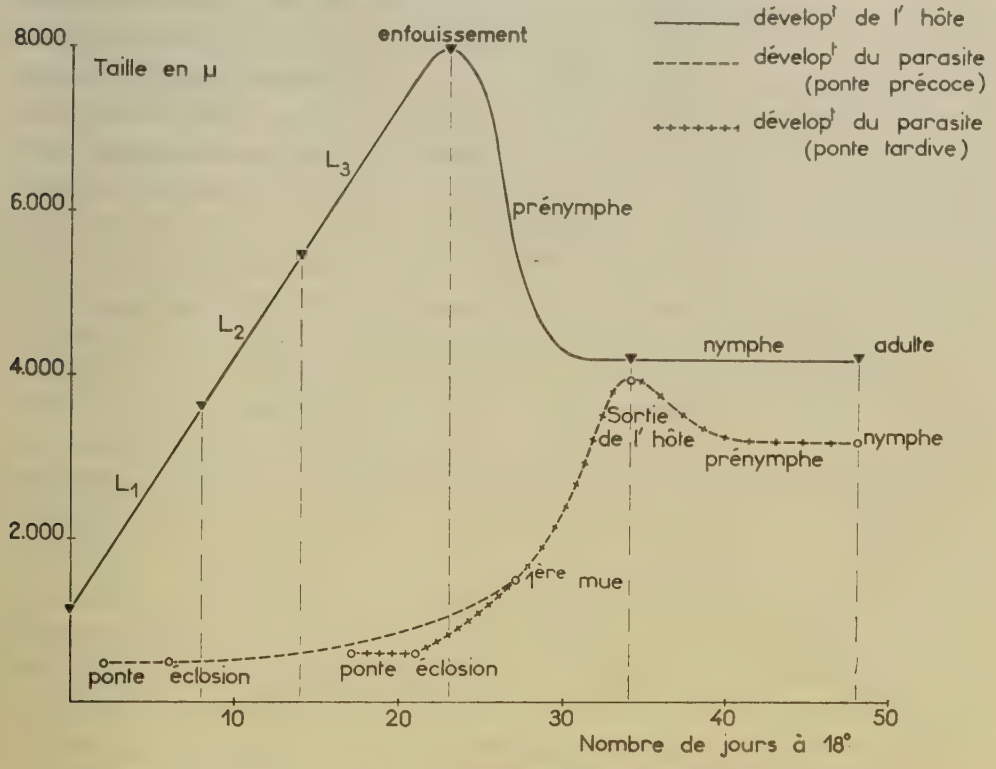

FIG. 38. — Influence de l'âge de l'hôte (*Psylliodes chrysocephala*) sur la rapidité de développement de son parasite spécifique (*Th. melanogaster*).

De telles corrélations physiologiques s'observent aussi avec d'autres parasites larvaires (*Diospilinae*). Les phénomènes sont sensiblement les mêmes mais la première mue du parasite se déclenche alors que le Coléoptère est encore à l'état de larve au troisième âge. Dans ce cas, la larve de l'Hyménoptère est déjà au deuxième âge alors que les phénomènes d'histolyse ne sont pas encore déclenchés chez son hôte. Le parasite s'alimente alors intensément aux dépens des éléments figurés du sang. La preuve en est donnée par la comparaison de la richesse hémocytaire chez des larves en fin de troisième âge indemnes et parasitées. Les premières ont un sang épais, très riche en hémocytes ; les secondes ont un sang fluide, presque totalement dépourvu d'éléments figurés.

Même chez les hyperparasites de telles corrélations physiologiques peuvent se produire. Ainsi, quel que soit l'âge de la larve de parasite primaire (*Microctonus sp.*) au moment du dépôt de l'œuf du parasite secondaire *Mesochorus phyllotretae*, ce dernier n'effectue sa première mue qu'au début de la période d'histolyse prénymphale de son hôte (chapitre II).

D. — ACTION DU PARASITE SUR L'HOTE

Si les mœurs endoparasitaires des Insectes entomophages les rendent étroitement tributaires des modifications des caractères physiologiques de leur hôte, inversement, la biologie et la physiologie de ce dernier peuvent être profondément perturbées par la présence du parasite. Les troubles affectent alors des fonctions diverses. Ainsi nous avons vu antérieurement que les larves de *Microctonus* provoquent une réactivation précoce des Coléoptères adultes.

1° Action du parasite sur le développement de son hôte.

Schneider (1950) signale que les sécrétions salivaires de l'Ichneumonide *Diplazon* inhibent le développement des disques imaginaux des larves de Syrphes qu'il parasite et provoquent très précocement des nécroses plus ou moins accusées. Dans la mesure où les hôtes réussissent à éliminer leurs parasites, ils survivent mais leur développement est atypique.

De tels phénomènes ne s'observent pas avec *Th. melanogaster*. Nous avons pu extraire de leur hôte des larves de parasite de grande taille (2100 μ) qui se trouvent avoir accompli plus de la moitié de leur développement. L'hôte, ainsi débarrassé de son parasite, continue son développement, se nymphose et donne naissance à un individu relativement petit mais normalement constitué.

La disparition totale des tissus de l'hôte constatée à la fin du développement larvaire de ce parasite ne peut être alors expliquée que par le rejet d'une salive à forte activité enzymatique mais cette sécrétion doit être très tardive ; elle se produit alors que l'hôte a déjà cessé de vivre.

2° Action du parasite sur la reproduction de l'hôte.

Nous avons constaté que la larve de *Microctonus* (*Euphorinae*) provoque invariablement la castration des Coléoptères qu'elle parasite. Lorsque l'Hyménoptère se développe à l'intérieur d'hôtes en diapause, les gonades de ces derniers ne s'accroissent pas au moment de la reprise d'activité (ovaire de 540-600 μ sans vitellarium ; testicule et glande

séminale de taille réduite, non fonctionnelles). Lorsque l'Insecte entomophage parasite des Coléoptères qui sont en période de reproduction, l'importance de l'involution des organes sexuels dépend de l'état du développement du parasite.

On observe d'abord une inhibition du réflexe de ponte du Coléoptère qui doit être vraisemblablement due à l'action paralysante d'un venin injecté par la femelle de *Microctonus* au moment où elle dépose son œuf ; rappelons, en effet, que les œufs de cet Hyménoptère sont généralement déposés au voisinage du tractus génital. Ainsi, on constate qu'après avoir été piquée par son parasite, la femelle de *Phyllotreta* n'évacue plus sa ponte et les œufs s'accumulent d'une manière anormale dans les voies génitales (jusqu'à 40 et même 60). Ceux-ci fortement comprimés dans les oviductes, se déforment et sont finalement écrasés. Les Charançons possèdent un nombre limité d'ovarioles et le débit ovocytaire est beaucoup plus réduit que chez les *Phyllotreta*. Lorsqu'ils sont parasités par *Microctonus*, on ne trouve généralement que quelques œufs déformés dans les oviductes. Cependant, à deux reprises chez *C. quadridens*, nous avons constaté une rétention importante de la ponte confirmée par la présence d'une dizaine d'œufs embryonnés dans le vagin des femelles. Dans l'un des cas, deux larves de Charançon étaient même écloses au moment de la dissection.

En ce qui concerne les Charançons, l'involution du tractus génital commence à se manifester au moment de l'éclosion de la larve parasite et, en ce qui concerne les Altises (*Phyllotreta*), seulement lorsque la larve de *Microctonus* est au milieu ou à la fin du premier âge. Ce sont les plus gros ovocytes qui dégénèrent les premiers mais les résorptions s'étendent rapidement à tous les ovocytes en vitellogenèse. Lorsque la larve du parasite est au deuxième âge, le vitellarium, complètement vide, s'est considérablement rétracté et il ne reste pratiquement que la chambre germinative. Les désorganisations des gonades mâles sont plus lentes et moins spectaculaires. On constate, d'abord, un appauvrissement progressif en liquide spermatique des vésicules ou des tubes séminaux. Les testicules peuvent eux-mêmes diminuer sensiblement de volume (fig. 39).

Les phénomènes qui caractérisent l'involution des gonades femelles sont identiques à ceux que l'on constate lorsque les Insectes phytophages subissent une inanition prolongée. Ils ne sont pas dus à une action toxique du parasite : s'il en était ainsi, on devrait constater une dégénérescence synchrone de tous les ovocytes. Il semblerait plus logique de considérer l'atrophie du tractus génital comme la conséquence d'une déviation du métabolisme de l'hôte, non pas au profit du parasite lui-même, mais des cellules de sa séreuse embryonnaire. En effet, au cours du premier âge larvaire du *Microctonus*, la taille des cellules passe de 20 à 90 μ ; leur volume est ainsi multiplié par 100. L'accroissement volumétrique total

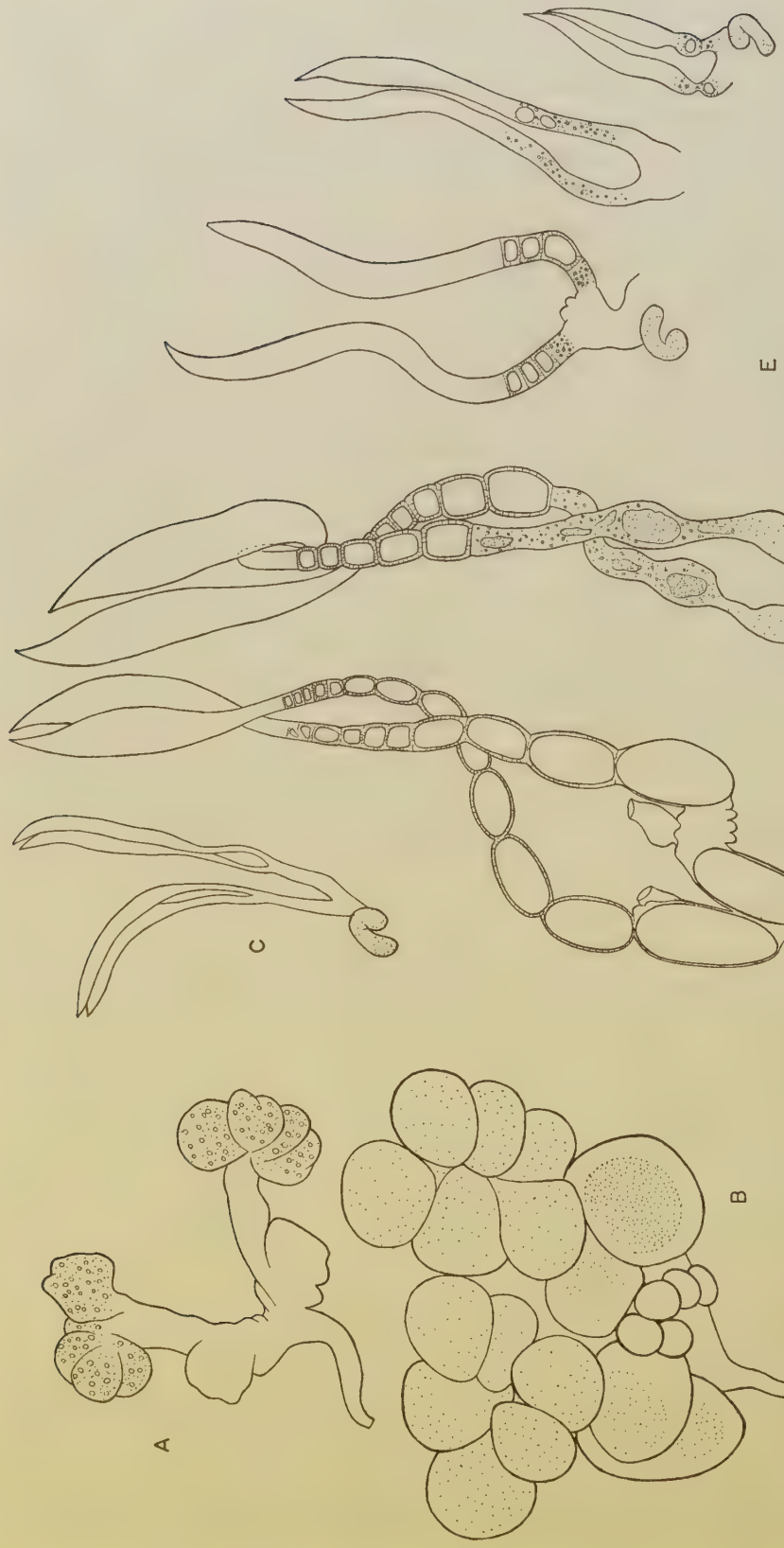

FIG. 39. — Castration parasitaire de *C. assimilis*. A : gonade mâle involuée ; B : gonade normale ; C : ovaire normal (période de diapause) ; D : ovaire normal (période de reproduction) ; E : différents stades de désorganisation ovocytaire.

du trophamnios, pendant ce laps de temps, atteint 15 à 30 fois le volume initial de la larve du parasite. Une hypertrophie aussi rapide et aussi importante doit nécessiter l'utilisation d'une grande partie des disponibilités métaboliques de l'hôte, non seulement de celles qui sont destinées normalement à la maturation des ovocytes, mais aussi de celles qui ont été accumulées, notamment en période de prédiapause, sous forme de réserves adipeuses. Cette hypothèse semble d'ailleurs confirmée par les observations suivantes : il arrive que le *Microctonus* meure au cours de son développement (stade embryonnaire ou jeune larve) ; les cellules de la séreuse continuent alors leur accroissement et atteignent une taille géante (chapitre II) mais il y a toujours involution complète des gonades de l'hôte.

E. — CONCLUSIONS

Dans ce chapitre il a été montré que, d'une part, certains caractères morphologiques, éthologiques ou physiologiques de l'hôte exercent une profonde influence sur le développement et la multiplication des parasites, et que, d'autre part, il y a réciprocité des phénomènes ; c'est ainsi que certains parasites imaginaux (*Microctonus*) provoquent la castration de leurs hôtes.

Les *Microctonus* (*Euphorinae*) éprouvent souvent beaucoup de difficultés à parasiter les Coléoptères adultes en raison des caractères morphologiques (forte chitinisation) ou éthologiques (aptitude au saut, réflexe de thanatose) de ces derniers. Il arrive aussi que les Hyménoptères appartenant à cette sous-famille déposent leurs œufs dans des hôtes qui ne permettent pas le développement complet du parasite. Lorsque la ponte du *Microctonus* est effectuée dans un hôte favorable, les particularités physiologiques de ce dernier ont une influence considérable sur la croissance larvaire de l'Insecte entomophage. Lorsque l'hôte est en état de diapause, le parasite subit lui-même un arrêt de développement concomitant, à l'état de larve au premier âge. Cette adaptation permet une synchronisation des cycles des deux antagonistes et facilite la survivance de l'espèce entomophage durant la période d'arrêt d'activité de l'espèce phytophage. A cette époque, en effet, le Coléoptère se réfugie dans des lieux inacessibles au *Microctonus*. Une telle synchronisation n'est cependant pas indispensable à la survivance du parasite car ce dernier peut se développer sur diverses espèces de Coléoptères. La diapause de chacun de ces Insectes présente des caractères écologiques très différents (époque, durée) et imprime, au cycle biologique du *Microctonus*, des caractères particuliers selon l'espèce hôte.

Inversement cet Insecte entomophage modifie les caractères physiologiques de son hôte. Il provoque généralement un écourtement de

la diapause de l'Insecte phytophage. Il se produit aussi une déviation du métabolisme du Coléoptère au profit des cellules de la séreuse embryonnaire des *Euphorinae* qui détermine à plus ou moins brève échéance une castration totale de l'hôte.

A partir du deuxième âge larvaire, les parasites internes de larves (*Diospilinae, Ophioninae, Mesochorinae*) se nourrissent exclusivement des éléments figurés contenus dans l'hémolymphe de leur hôte. En raison de ces particularités alimentaires, la croissance de l'Insecte entomophage ne se poursuit que grâce à une coïncidence avec la période d'enrichissement du sang de l'Insecte phytophage (phase d'histolyse prénymphale). L'Hyménoptère a cependant la possibilité de parasiter des hôtes d'âges très différents car la croissance du parasite au premier âge larvaire est d'autant plus ralentie que l'œuf dont il est issu a été déposé dans des hôtes plus jeunes. La première mue de l'Insecte entomophage coïncide toujours avec le début de la phase d'histolyse prénymphale de l'Insecte phytophage.

Les *Ophioninae* (*Thersilochus, Isurgus, Aneuclis*) sont l'objet de réactions d'enkystement de la part de leur hôte normal. Celles-ci sont particulièrement intenses sur les larves surnuméraires mais ne semblent pas être la cause primaire de leur élimination ; ces individus surnuméraires présentent généralement des caractères léthaux avant le déclenchement de ces phénomènes. Comme l'avait déjà souligné Schneider (1950), les espèces endoparasitaires doivent normalement produire une substance qui inhibe ces agrégations d'hémocytes. Cette excrétion semble être insuffisante chez les *Ophioninae*, cette déficience étant d'autant plus accusée que les individus manifestent une vitalité plus faible. Le cas échéant, les Insectes phytophages peuvent éliminer la totalité des parasites qu'ils hébergent et poursuivre ensuite leur développement normal. Mais, même dans ce cas, il n'est pas possible d'affirmer que les enkystements soient la cause primaire de destruction des Insectes entomophages. L'importance des réactions traduit peut-être simplement une mauvaise adaptation du *Thersilochus* qui, de toute façon, aurait été fatale à son développement.

VII. — INTERACTIONS ENTRE PARASITES

Les Insectes étudiés ayant tous des mœurs endoparasitaires, la compétition va s'exercer entre les stades immatures à l'intérieur de la cavité générale de l'Insecte phytophage. Elle peut résulter de la présence simultanée d'un parasite primaire et d'un parasite secondaire ou uniquement de plusieurs larves de parasites primaires. Un hôte peut être envahi par plusieurs individus d'une même espèce entomophage

provenant d'une ponte unique ou de pontes successives d'une ou plusieurs femelles ; il y a alors superparasitisme (SMITH, 1916 ; SALT, 1932). Il peut y avoir aussi plusieurs individus appartenant à diverses espèces entomophages ; nous qualifierons ce cas de parasitisme multiple (PIERCE, 1910) ou de multiparasitisme (IMMS, 1931). Ces termes semblent, en effet, les plus couramment utilisés dans la littérature (BACHMAIER, 1958).

A. — DISTRIBUTION DES PARASITES

Nous avons vu précédemment que les Hyménoptères ont des mœurs monoparasitaires, c'est-à-dire qu'un seul individu arrive à se développer dans un hôte donné. La ponte simultanée ou successive de plusieurs œufs dans un même Coléoptère constitue donc une erreur d'instinct et aboutit à une diminution du potentiel de multiplication.

1° Historique.

Il est exceptionnel qu'une femelle puisse infailliblement déceler les hôtes déjà parasités et ponde uniquement dans des hôtes sains. Un seul cas a été jusqu'alors signalé; c'est celui de *Telenomus ulyetti* (JONES, 1937).

Divers auteurs ont essayé d'étudier mathématiquement la répartition des parasites dans le cas où l'Insecte entomophage pond au hasard. Ces calculs théoriques, basés sur les lois de probabilité, ont été d'abord publiés par FISKE (1910) puis complétés par SALT et STOY (1932).

Si l'on suppose qu'il y a x œufs distribués dans N hôtes, la probabilité pour qu'un hôte donné reçoive p œufs est donnée par la formule :

$$Pp = \frac{x(x-1)(x-2)\cdots(x-p+1)}{p(p-1)(p-2)\cdots p}\left(\frac{1}{N}\right)^p\left(\frac{N-1}{N}\right)^{x-p}.$$

On en déduit que la probabilité pour avoir des hôtes non parasités est $P_0 = \left(\frac{N-1}{N}\right)^x$; le nombre d'hôtes non parasités N_0 est égal à $NP_0 = N\left(\frac{N-1}{N}\right)^x$.

Quand le nombre N tend vers l'infini, la probabilité Pp peut être calculée grâce à la formule d'approximation de THOMPSON (1924) :

$$Pp = \frac{1}{p!}\left(\frac{x}{N}\right)^p N e^{-\frac{x}{N}} \qquad \text{d'où} \qquad P_0 = e^{-\frac{x}{N}}.$$

Nous en déduisons facilement le nombre d'hôtes contenant 0, 1, 2,... parasites (N_0, N_1, N_2,...) :

$$N_0 = Ne^{-\frac{x}{N}}; \quad N_1 = \frac{x}{N} Ne^{-\frac{x}{N}} = xe^{-\frac{x}{N}}; \quad N_2 = \frac{1}{2}\left(\frac{x}{N}\right)^2 Ne^{-\frac{x}{N}}.$$

Inversement, connaissant le nombre total x d'œufs et de larves de parasites présents dans une population de N individus hôtes, il est possible de trouver le nombre d'Insectes phytophages qui devraient normalement être parasités si la ponte était distribuée au hasard. Nous

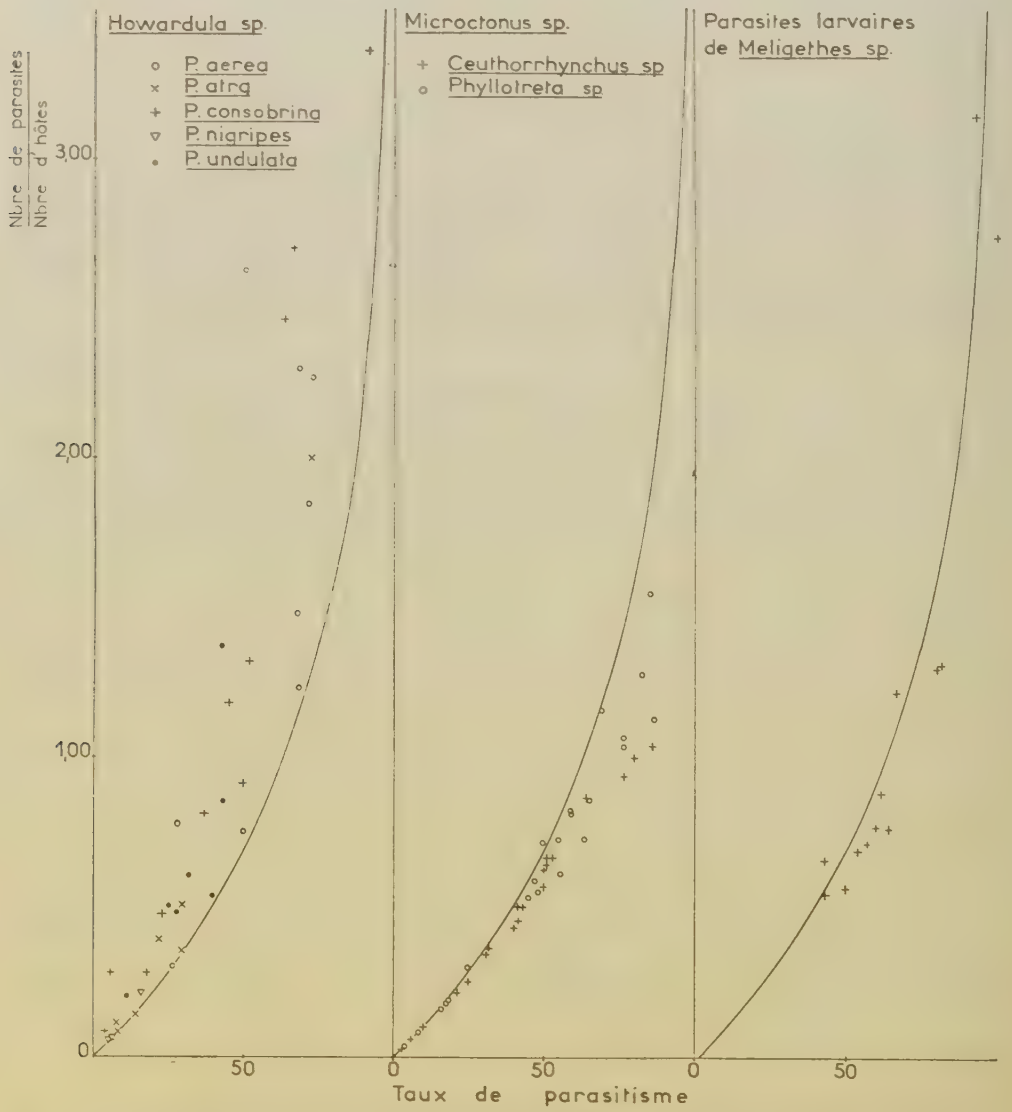

FIG. 40. — Relation entre le taux de parasitisme et le nombre moyen de parasites par hôtes. A gauche : Cas du Nématode *Howardula* parasite des adultes de *Phyllotreta* sp. Au centre : cas des *Microctonus* parasites des adultes de *Ceuthorrhynchus* et de *Phyllotreta*. A droite : cas des Hyménoptères parasites des larves de *Meligethes* sp.

avons en effet le rapport $\frac{x}{N}$ d'où l'on peut tirer $P_0 = e^{-\frac{x}{N}}$ (formule de THOMPSON) donc N_0, N_1, N_2... etc. C'est la méthode employée par SALT et STOY (1932) pour étudier le superparasitisme de *Collyria calci-*

trator. Quand le nombre d'hôtes est petit, la formule approchée doit être remplacée par la formule exacte des calculs de probabilité : $P_0 = \left(\frac{N-1}{N}\right)^x$.

Il existe donc une relation exponentielle entre le taux de superparasitisme ou de multiparasitisme $\left(\frac{x}{N}\right)$ et le taux de parasitisme (fig. 40). Pour que 100 hôtes donnés soient parasités dans une proportion de 99 p. 100, une espèce entomophage qui pond ses œufs uniquement dans des hôtes sains, utilisera 99 œufs ; par contre, une espèce entomophage qui répartit sa ponte au hasard, utilisera 460 œufs ; si cette même espèce a des mœurs monoparasitaires, 361 œufs seront ultérieurement détruits soit plus de 78 p. 100 de la descendance.

2° Distribution des Howardula (Nématodes).

Le cas des Nématodes vivant dans la cavité générale des Coléoptères est un peu particulier. En effet, plusieurs *Howardula* peuvent se développer simultanément dans un même hôte. Cependant plus le nombre de Nématodes femelles est élevé, plus la taille et la fécondité de chaque parasite est réduite (Oldham, 1935).

Toutes les espèces hôtes ne sont pas parasitées avec la même intensité.

Tableau XXVI

Pourcentage de Coléoptères parasités par Howardula phyllotretae.

Hôte	1954	1955	1956	Moyenne
P. aerea		63,6	42	44,5
P. atra	8,7	11	6,5	9,1
P. consobrina		37,5	31	36,6
P. nemorum	0	0	0	0
P. nigripes		2,2	1,8	2
P. undulata	25	21,2	18,4	22
P. vittula	17	3,77	9,1	9,75
Moyenne de l'année	14,3	14,1	15,7	

Les écarts entre espèces se conservent quelle que soit l'année ou la saison ; le taux de parasitisme annuel reste d'ailleurs sensiblement constant pour chaque espèce de *Phyllotreta*.

Un superparasitisme important se rencontre chez toutes les espèces hôtes à l'exception de *P. nemorum* qui est totalement immune. Oldham a trouvé jusqu'à 28 femelles d'*Howardula* dans un même individu. Nous avons observé des chiffres analogues.

Le taux de superparasitisme est toujours nettement supérieur à celui que l'on attendrait d'une distribution au hasard des Nématodes (fig. 40). La fréquence des hôtes contenant un nombre important

de parasites est beaucoup plus élevée que normalement. Considérons le cas d'un lot de *Phyllotreta aerea* dont 70 p. 100 des individus contenaient des *Howardula*.

Nombre de parasites par hôte	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Nombre d'hôtes (observé)	26	21	15	13	4	3	3			1			1
Nombre d'hôtes (calculé dans le cas d'une répartition au hasard)	13	24,75	23,47	14,82	7,05	2,70	0,84						

Nous avons un taux de superparasitisme de $\frac{165}{87} = 1{,}9$. Nous devrions avoir un taux de parasitisme avoisinant 83 p. 100 et une proportion beaucoup plus élevée d'individus contenant un nombre faible de Nématodes. Cette distribution anormale s'explique par les particularités de la contamination. Celle-ci est effectuée par les jeunes adultes d'*Howardula* qui, après avoir terminé leur développement larvaire dans le corps de l'Altise, sortent par les voies génitales. Un seul hôte peut engendrer plusieurs milliers de Nématodes. Etant donné leur faible pouvoir de dispersion, ces parasites ne vont pas se trouver répartis de façon homogène dans la culture mais par taches. Les Altises présentes sur ces taches vont être fortement contaminées alors que les Insectes situés à quelques décimètres ne seront pas envahis.

3° Distribution des Euphorinae parasites imaginaux.

La répartition des Coléoptères et des Hyménoptères adultes, dans un peuplement végétal donné, se rapproche beaucoup plus d'une distribution au hasard. Néanmoins, les résultats des dissections périodiques effectuées en 1954 et 1955 sur divers *Ceuthorrhynchinae* et de 1954 à 1957 sur les *Halticinae* (*Phyllotreta*), montrent que la répartition des œufs et des larves d'*Euphorinae* ne suit pas la loi de Fiske. Les points expérimentaux se situent toujours en dessous de la courbe exponentielle (fig. 40).

Ces résultats laissent supposer que les diverses espèces de *Microctonus* sont capables de déceler, dans une certaine mesure, les hôtes déjà parasités. Un tel comportement a déjà été observé chez divers Insectes entomophages et plusieurs auteurs ont pu en déterminer l'origine. Cette faculté de détection est dans certains cas olfactive : *Trichogramma* (Salt, 1937), *Nemeritis canescens* (Simmonds, 1943) ; dans d'autres cas, la femelle s'aperçoit de son erreur lorsqu'elle introduit son oviscapte dans la cavité générale de l'hôte et évite de pondre dans les Insectes déjà parasités : *Trichogramma* (Salt, 1937), *Microplectron* (Ullyett, 1936). Cette faculté de discrimination est parfois

temporaire ; elle peut aussi disparaître dans le cas où le nombre de proies disponibles est insuffisant.

4° Distribution des Hyménoptères parasites larvaires.

Examinons d'abord le cas où il y a uniquement en compétition des individus appartenant à la même espèce parasitaire. Le 20 mars 1953, nous avons disséqué des larves de *Psylliodes chrysocephala* en fin de développement qui avaient été parasitées par *Thersilochus melanogaster* alors qu'elles se trouvaient dans des pétioles de Colza d'hiver. Nous avons trouvé la répartition suivante :

Nombre de parasites par hôte	0	1	2	3	4	5	6	7	8
Nombre d'hôtes (observé)	27	31	16	5	2	1	0	0	1
Nombre d'hôtes (calculé)	25,2	30	17,8	7,1	2.1	0,5			

Si la ponte avait été effectuée au hasard, nous devrions trouver un taux de parasitisme de 69, 63, c'est-à-dire à peine inférieur à la réalité : 67, 47 p. 100. La distribution est d'ailleurs très voisine de la distribution normale.

Nous avons effectué les mêmes observations sur des larves en fin de développement de Méligèthes lesquelles étaient uniquement parasitées par *Diospilus capito* (22 juillet 1954).

Nombre de parasites par hôte	0	1	2	3	4	5	6	7	8
Nombre d'hôtes (observé)	1	2	2	4	2	1	1	1	0
Nombre d'hôtes (calculé)	0,6	1,9	2,95	3,19	2,43	1,53	0,78	0,34	

Dans ce cas aussi, le taux de parasitisme théorique (95,66 p. 100) est légèrement plus élevé que le taux de parasitisme observé (92,85 p. 100). Ces quelques résultats nous prouvent que la distribution des parasites larvaires, contrairement à celle des *Euphorinae*, suit sensiblement les lois du hasard. L'écart se trouve même inversé par rapport aux espèces précédentes, c'est-à-dire que le taux de superparasitisme est légèrement supérieur à la normale. Les parasites ont tendance à pondre plus d'œufs dans un même individu qu'ils ne le devraient théoriquement. Il n'est pas rare de trouver côte à côte plusieurs œufs, à un stade de développement identique (cas de *Thersilochus melanogaster*), accolés au même tube de Malpighi alors que l'épiderme de l'hôte ne porte qu'une cicatrice de ponte. Une telle observation tend à prouver que le parasite déposerait plusieurs œufs au cours d'un seul acte de ponte. Une telle observation ne paraît pas anormale chez ces espèces car nous avons vu

aux chapitres II et IV qu'elles sont capables de mûrir plusieurs centaines d'œufs en un temps très court ; lorsque le nombre d'hôtes est insuffisant, il y a une telle accumulation d'œufs que plusieurs d'entre eux peuvent être émis en même temps ce qui expliquerait les anomalies de la distribution.

Les larves de Méligèthes sont attaquées par plusieurs espèces endoparasitaires (chapitre II). En 1954 et 1955, nous avons fait des dissections périodiques d'hôtes parvenus en fin de développement larvaire ; à ce stade, la ponte des Insectes entomophages est terminée et la plupart des individus se trouvent à l'état larvaire ; leur recherche et leur détermination sont plus aisées. Quelles que soient les espèces qui se trouvent en compétition, la distribution se rapproche toujours de celle due au hasard (fig. 40). Etant donné le nombre obligatoirement limité d'Insectes disséqués (chaque fois 25), il est assez difficile d'étudier la répartition par espèce. Nous l'avons fait pour un lot récolté le 16 juin 1954 où il y avait une très forte compétition parasitaire (taux de parasitisme supérieur à 92 p. 100). Compte tenu du nombre réduit de larves, la distribution de chaque parasite semble être conforme aux résultats des calculs de probabilité.

Nombre de *Diospilus capito* par hôte	0	1	2	3	4
Nombre d'hôtes (observé)	12	8	3	2	
Nombre d'hôtes (calculé)	9,3	9,5	5	1,78	0,4
Nombre de *Calyptus sigalphoides* par hôte	0	1	2	3	4
Nombre d'hôtes (observé)	21	4	1		
Nombre d'hôtes (calculé)	20,67	4,77	0,5		
Nombre d'*Isurgus* sp. par hôte	0	1	2	3	4
Nombre d'hôtes (observé)	7	9	5	4	1
Nombre d'hôtes (calculé)	6,76	9,12	6,15	2,76	0,92

Signalons que le taux de superparasitisme le plus spectaculaire a été obtenu avec *Diospilus morosus* au moment de la raréfaction de son hôte estival, *Phyllotreta nemorum*. Le 7 juillet 1955, le nombre moyen de *Diospilinae* par Altise était de 29,7. Nous avons trouvé jusqu'à 86 et même 162 parasites à différents stades dans une seule larve. Le taux de parasitisme était d'ailleurs voisin de 100 p. 100.

B. — COMPÉTITION ENTRE PARASITES

Les phénomènes de multi- et de superparasitisme sont très fréquents. Ils existent à des degrés divers chez toutes les espèces étudiées. Dans tous les cas, un seul parasite effectue son complet développement dans un hôte donné. Il est alors intéressant de voir comment se produira l'élimination des individus surnuméraires et quelle en sera l'incidence sur la multiplication des diverses espèces d'Hyménoptères.

1° Historique.

Il semble qu'il y ait deux modes de destruction totalement différents.

L'hypothèse du cannibalisme a d'abord été avancée par PIERCE (1908) dans le cas des parasites de Curculionides. Elle est confirmée par TIMBERLAKE (1913) pour *Microterys*, parasite de *Coccus hesperidium*. BACK (1916) observe que les larves de *Diachasma tryoni* éliminent, en les perçant avec leurs mandibules, les larves d'*Opius humilis* lorsque ces deux espèces sont en compétition. PEMBERTON et WILLARD (1918) montrent que les résultats sont en fait plus nuancés. Seules, les larves au premier âge sont capables de tuer leur adversaire. Ensuite, elles ne sont plus assez mobiles et possèdent des mandibules de trop petite taille et trop faiblement chitinisées. Dans ces conditions, la jeune larve d'*Opius* peut détruire des larves plus âgées appartenant à la même espèce ou à l'espèce *Diachasma tryoni*. Lorsque les individus en compétition sont tous au premier âge, la suprématie de telle ou telle larve dépend de la taille de ses mandibules, de son agilité, des particularités de son comportement, de la protection offerte par les débris de la séreuse embryonnaire qui entourent son corps. *Opius* est alors nettement défavorisé par rapport à *Diachasma*. Il arrive que les deux antagonistes se blessent mutuellement et meurent. Cet accident se produit fréquemment lorsqu'il y a de nombreuses larves dans un même hôte. L'élimination par cannibalisme a été aussi observée par SALT (1932) dans le cas des larves surnuméraires de *Collyria calcitrator*.

PEMBERTON et WILLARD (1918) ont constaté que les larves d'*Opius* sont aussi éliminées par *Tetrastichus* sp. Dans ce cas, il n'y a aucune blessure visible ; ces auteurs émettent alors l'hypothèse que les *Opius* disparaissent par asphyxie, inanition ou absorption de substances toxiques secrétées par les larves de *Tetrastichus*. Certains parasites d'Aphides sont également détruits sans qu'il y ait cannibalisme et SPENCER (1926) pense que, peu après son éclosion, la larve parasite rejette une enzyme cytolytique qui affecte non seulement les tissus de l'hôte mais aussi ceux des autres Insectes entomophages qui sont à un stade de développement moins avancé. BISCHOFF (1927) mentionne également l'action de produits de sécrétion ou d'excrétion rejetés par les larves les plus développées. Pour THOMPSON et PARKER (1930), il est peu vraisemblable que les individus surnuméraires soient détruits à la suite de combats ; il est plus probable qu'il y ait une action cytolytique provoquée par la première larve qui éclot ou du moins une des premières ; les autres individus meurent peu après l'éclosion.

Le caractère physiologique de l'inhibition de la croissance des individus surnuméraires a été démontré par SIMMONDS (1942) : il a trans-

porté de telles larves dans des hôtes sains ; quelques-unes ont été capables de se développer normalement et de donner des adultes.

2° Mode d'élimination des parasites surnuméraires.

Pour les diverses espèces étudiées, le mode normal d'élimination est de nature physiologique. Dans les cas les plus fréquents, les individus surnuméraires présentent des caractères léthaux dès leur éclosion. Ils sortent difficilement du chorion et sont déjà rabougris ; leur taille est inférieure à la normale par suite de la rétraction des segments abdominaux ; leur mobilité est faible et les mandibules s'entrouvrent difficilement. Ces larves meurent au bout de 24 heures sans prendre de nourriture.

Les *Ophioninae* possèdent d'ailleurs des mandibules extrêmement courtes qui interdisent tout cannibalisme. Les autres espèces sont beaucoup mieux armées pour le combat, mais il est extrêmement rare de déceler la présence de cicatrices sur les cadavres ou d'observer une larve prise dans les mandibules de son adversaire. D'ailleurs, les parasites sont généralement dispersés dans la cavité générale et les chances de rencontre sont très faibles.

Dans le cas des *Euphorinae*, l'inhibition de la croissance des larves surnuméraires est particulièrement spectaculaire. Elle s'exerce, en effet, non seulement sur le parasite mais aussi sur les cellules de la séreuse embryonnaire. Celles-ci s'individualisent normalement mais, très rapidement, leur volume cesse d'augmenter. On trouve ainsi, à l'intérieur de la cavité générale de l'hôte, deux populations distinctes de cellules : celles de la larve survivante qui ont une taille normale par rapport au stade de développement de l'Insecte entomophage et celles des larves surnuméraires qui sont beaucoup plus petites. On peut ainsi déceler immédiatement l'existence de superparasites.

Diverses observations tendent à prouver que la larve survivante est celle qui éclôt la première. Les *Euphorinae* pondent assez fréquemment des œufs dans des Coléoptères adultes qui hébergent déjà un parasite à l'état larvaire. Le développement de ces individus surnuméraires est alors inhibé bien avant leur éclosion ; les œufs s'opacifient au cours du développement embryonnaire. Toutefois, ces observations ne nous donnent pas une preuve manifeste que la première larve qui éclôt détruise les autres individus. Nous avons utilisé une méthode de marquage indirecte en faisant parasiter successivement des larves de *Psylliodes chrysocephala* par *Thersilochus melanogaster* et *Diospilus morosus* et vice-versa. Ces deux espèces ont une durée de développement embryonnaire sensiblement identique. L'espèce ayant pondu la première élimine invariablement la seconde.

Il n'est pas impossible que les individus surnuméraires exercent une action sur la larve survivante, surtout lorsque les écarts de développement sont assez faibles. SIMMONDS (1942) a déjà constaté que le superparasitisme ralentit la croissance de la larve survivante. Les réactions d'enkystement sont souvent beaucoup plus précoces et plus violentes sur les larves saines de *Thersilochus melanogaster* lorsqu'elles sont en présence d'autres individus de la même espèce que lorsqu'elles sont seules. Ce résultat pourrait s'expliquer par une diminution temporaire de la vitalité de la larve survivante.

Nous avons constaté que les larves de *Phyllotreta nemorum* peuvent, à certaines périodes de l'année, renfermer plusieurs dizaines de *Diospilus morosus* à différents stades de développement. La larve survivante est déjà au deuxième ou au troisième âge et occupe la majeure partie du volume abdominal de l'hôte lors de l'éclosion des derniers œufs de parasite. Les jeunes larves se trouvent alors comprimées entre l'épiderme de l'hôte et celui de la larve survivante dans laquelle elles plantent leurs mandibules et dont elles provoquent la mort. Contrairement aux autres individus, la larve qui a fait preuve d'un tel cannibalisme paraît s'être alors immunisée et présente une vitalité normale. Toutefois il ne semble pas qu'elle puisse achever son développement. On peut attribuer plusieurs causes à cet échec : une intoxication due à la présence de cadavres trop nombreux et trop développés, une impossibilité d'adaptation due au décalage trop accusé entre le développement du parasite et celui de l'hôte ou à la mort prématurée de l'hôte. Le 7 juillet 1955, nous avons récolté 160 larves de *P. nemorum* ; le taux de parasitisme avoisinait 100 p. 100 et il y avait en moyenne 30 larves de *D. morosus* par hôte. Seuls deux Hyménoptères adultes ont éclos ; tous les autres Insectes sont morts au cours de leur développement.

3° Incidence sur la multiplication des parasites.

Bien que, dans une certaine mesure, les femelles de *Microctonus* fassent preuve d'une faculté de discrimination dans le choix de leur proie, l'erreur d'instinct qui les conduit parfois à déposer leurs œufs à l'intérieur d'un hôte déjà parasité est à l'origine d'une mortalité assez élevée de leur descendance.

Chez *M. melanopus*, parasite des Charançons, le superparasitisme a entraîné un taux de mortalité des parasites qui atteint 0 à 17 p. 100 chez *C. assimilis*, 0 à 23 p. 100 chez *C. quadridens* en 1954. L'année suivante chez ces mêmes hôtes, les taux de mortalité parasitaire correspondants sont de 0 à 20 p. 100 et de 17,3 à 25 p. 100.

Par contre, chez les *Microctonus* parasites des Altises, en première génération, le taux de mortalité est pratiquement nul. Ceci est dû au

fait qu'au début du printemps l'activité de ces Insectes entomophages est beaucoup plus faible que celle du *Microctonus* associé aux Charançons. Mais par la suite, les conditions changent ; lors du développement de la deuxième et de la troisième génération des parasites spécifiques des Altises, les taux de mortalité passent respectivement à 10-28 p. 100, 24,5-35,5 p. 100.

Le pourcentage de destruction s'accroît aussi au cours du printemps dans le cas des parasites larvaires de Méligèthes. En effet, il se produit une augmentation progressive du nombre des parasites polyvoltins tandis que le nombre d'hôtes décroît parallèlement. En 1954, la mortalité chez les Insectes entomophages, était négligeable au début du mois de mai. Elle était de l'ordre de 20 p. 100 à la fin du mois, de 35 à 45 p. 100 en juin, de 63,5 p. 100 et même de 70 p. 100 au début du mois de juillet. Il y avait plus de deux parasites éliminés pour un survivant. Il convient toutefois de souligner, qu'à cette époque, le taux de parasitisme avoisinait 100 p. 100. Même si les Insectes entomophages manifestaient un instinct infaillible, le taux de multiplication ne serait pas plus élevé. Celui-ci est limité beaucoup plus par la raréfaction rapide des hôtes que par l'augmentation trop forte du nombre des parasites.

Toutefois, si la compétition devient encore plus élevée, comme dans le cas de *D. morosus*, le superparasitisme peut à nouveau jouer un rôle néfaste. En effet, il y a destruction non seulement des parasites surnuméraires mais de tous les parasites et de leurs hôtes. Prenons pour exemple le cas cité précédemment, celui d'un lot de *Phyllotreta nemorum* récolté le 7 juillet 1955 (taux de parasitisme = 100 p. 100 ; nombre moyen de parasites par hôte = 29,7). Il aurait dû éclore normalement 100 parasites pour 100 hôtes ce qui aurait provoqué la destruction de 97 p. 100 de la descendance de *D. morosus*. Par suite d'une compétition trop intense, seulement 1,25 p. 100 parasites ont réussi à achever leur développement soit 0,04 p. 100 de l'ensemble de la population. Ce phénomène est d'autant plus grave qu'il se produit obligatoirement à une époque où les possibilités de survivance de *D. morosus* sont très aléatoires et plus le nombre d'hôtes sera faible, plus le taux de destruction sera élevé.

Jusqu'à présent, nous n'avons examiné que l'action quantitative de la compétition parasitaire ; mais il peut exister dans certains cas une action qualitative non négligeable. Plusieurs espèces entomophages se trouvent fréquemment en présence dans les larves de Méligèthes. Est-ce que certaines espèces ne sont pas éliminées plus fréquemment que d'autres comme l'ont signalé PEMBERTON et WILLARD (1918)? Ici, il n'y a pas de cannibalisme et ce ne sont pas les caractères éthologiques ou morphologiques des larves qui décident de la suprématie de telle ou telle espèce. Dans le cas d'une élimination physiologique, ce sont d'autres aptitudes

qui peuvent s'avérer défavorables : comme nous l'avons vu précédemment, la larve qui éclôt la première détruit toutes les autres ; si certaines espèces pondent de préférence dans des stades précoces de l'hôte ou si elles ont un développement embryonnaire rapide, elles ont les plus grandes chances d'éliminer leurs adversaires. De même, lorsque les adultes d'une espèce entomophage donnée apparaissent plus tardivement que ceux d'une autre espèce, ils vont pondre dans des hôtes déjà parasités par le second Insecte entomophage et leur descendance sera éliminée dans une plus forte proportion. Nous n'avons pas étudié cette question en détail. Toutefois, au cours des dissections, nous avons constaté que ce sont presque toujours les *Isurgus* qui sont détruits lorsqu'ils sont en compétition avec *Diospilus capito*. Un tel processus permettrait d'expliquer aussi la disparition régulière de *Calyptus sigalphoides* et *Blacus hastatus* et la dominance de plus en plus accusée de *Diospilus capito* que l'on constate, chaque année, au fur et à mesure de l'augmentation du taux de multiparasitisme (tableaux XX à XXIII).

C. — CONCLUSIONS

Les divers Insectes entomophages étudiés ont des mœurs monoparasitaires c'est-à-dire qu'une seule larve réussit à se développer dans chaque hôte. Les femelles de ces parasites manifestent des erreurs d'instinct qui les conduisent à pondre plusieurs œufs dans un Insecte phytophage donné. Ceux-ci appartiennent à une seule espèce entomophage (superparasitisme) ou à plusieurs espèces différentes (multiparasitisme). Les *Euphorinae* qui pondent dans les Coléoptères au stade adulte, semblent déceler dans une certaine mesure les hôtes déjà parasités ; par contre, la répartition des pontes des parasites de larves se rapproche d'une distribution au hasard. Lorsque les espèces entomophages sont très prolifiques, il peut y avoir introduction de plusieurs œufs au cours d'un même acte de ponte.

Le processus d'élimination des individus surnuméraires est de nature physiologique. La larve qui éclôt la première élimine les autres parasites. Au moment de son éclosion, elle libère des produits qui paralysent et inhibent la croissance des autres Insectes entomophages et provoquent rapidement leur mort. Lorsque le taux de superparasitisme est très élevé, des larves néonates peuvent néanmoins détruire par cannibalisme le parasite qui aurait dû normalement survivre et qui est à un stade de développement plus avancé. Ces individus tardivement éclos n'arrivent généralement pas au terme de leur croissance larvaire.

Chaque année, il se produit, au cours du printemps, une diminution de la population hôte qui tend à intensifier la compétition parasitaire inter- ou intraspécifique. L'importance des phénomènes de superparasi-

tisme et de multiparasitisme est encore accentuée par le fait que certains Hyménoptères polyvoltins particulièrement féconds ont tendance à concentrer leur activité parasitaire sur des zones très réduites du peuplement végétal (zones à fortes densités florales) ou ne peuvent déceler et parasiter qu'une fraction limitée des hôtes disponibles (chapitre V). Par suite de l'élimination des individus surnuméraires, 30 à 40 p. 100 de la descendance de ces Hyménoptères arrive à être détruite à l'intérieur de certains hôtes (Méligèthes).

Au début de l'été, le nombre des Coléoptères vivant encore sur les diverses Crucifères est généralement insuffisant pour permettre le développement de tous les œufs susceptibles d'être pondus par le parasite. A cette époque de l'année, certaines espèces entomophages parasitent la quasi-totalité des hôtes disponibles ; dans ce cas, le fait que les œufs de parasites soient répartis au hasard ne constituerait pas, en lui-même, un facteur limitatif de pullulation s'il n'apparaissait des phénomènes de cannibalisme. En effet, lorsque le taux de superparasitisme est particulièrement élevé, les larves qui sont en compétition dans un même hôte arrivent à s'entretuer. Cette situation est particulièrement grave car elle apparaît précisément au moment où le nombre d'Insectes phytophages est particulièrement limité et rend encore plus aléatoire la survivance des Insectes entomophages (*D. morosus*). Par ailleurs, certaines espèces d'Hyménoptères se révèlent mieux adaptées que d'autres à la compétition et éliminent progressivement les espèces concurrentes au fur et à mesure de l'intensification des phénomènes de multiparasitisme.

Au rôle de l'interaction entre parasites primaires, s'ajoute également celui des interactions avec des parasites secondaires. C'est le cas notamment des *Microctonus* vivant sur *Phyllotreta* et des *Mesochorus*. Cette question sera évoquée au chapitre VIII.

Enfin à côté de la compétition dans l'espace, il peut aussi se manifester une compétition dans le temps. Sans être en contact direct, deux espèces de parasites primaires peuvent avoir une influence mutuelle sur leur possibilité de multiplication. Chez les adultes de *P. nemorum*, il n'est pas rare de trouver, dès le mois de mai, un taux de parasitisme de 40 à 50 p. 100, dû à l'action des *Microctonus*. Ces Insectes entomophages provoquent immédiatement une castration parasitaire qui va réduire de moitié la densité larvaire des Altises au mois de juin et donc limiter les possibilités de multiplication du parasite larvaire *Diospilus morosus*. Dès le début de ce mois, le taux de parasitisme imaginal atteint couramment 60 à 75 p. 100 pour avoisiner 100 p. 100 au début de juillet : la ponte des Altises devient alors pratiquement nulle et la population larvaire estivale n'est représentée que par de très rares individus au moment où apparaît la deuxième génération de *Diospilus*. Il en résulte un superparasitisme intense qui amène la mort de presque tous les parasites et rend très

aléatoire la survivance de cette espèce entomophage. Inversement, *Diospilus* détruit une fraction importante de la deuxième génération de *Phyllotreta* et limite les possibilités de multiplication des *Euphorinae*.

Il convient de souligner que, dans le cas des Hyménoptères polyvoltins, l'intensité de la compétition suit un rythme saisonnier. Celle-ci varie très peu d'une année à l'autre pour une espèce parasitaire donnée.

VIII. — INFLUENCE DES FACTEURS ÉCOLOGIQUES SUR LES FLUCTUATIONS DE POPULATION

Après avoir étudié l'influence et les modalités d'action de chaque facteur écologique pris isolément, nous allons maintenant, à partir des résultats obtenus, nous livrer à un travail de synthèse. Autrement dit, nous prendrons comme centre d'intérêt une espèce entomophage donnée et nous tenterons d'expliquer comment son abondance et sa répartition sont modifiées par le jeu des interactions entre les divers constituants du milieu. Ce travail nous permettra de dégager certaines idées sur le déterminisme des fluctuations de populations dans les conditions naturelles et de comparer nos conclusions aux théories très diverses et souvent opposées qui sont actuellement avancées.

A. — LES THÉORIES SUR L'ÉQUILIBRE DES POPULATIONS

Selon Chapman (1931), tout organisme possède la propriété inhérente de se multiplier et de survivre ; ce « biotic potential », variable suivant les espèces, dépend de la fécondité, du nombre de générations en une période de temps donnée, du sex ratio, de la capacité de survivance dans un milieu physique déterminé. A partir de ces données, il est possible de calculer l'accroissement théorique d'une population qui est généralement très supérieur à l'accroissement réél ; en effet, de multiples facteurs abiotiques et biotiques limitent plus ou moins fortement la multiplication des organismes : c'est ce que cet auteur appelle l'« environmental resistance ». Les individus ont tendance à se raréfier lorsque leur « potentiel biotique » est relativement faible par rapport à la « résistance du milieu » et à se multiplier dans le cas inverse.

Les études écologiques ont montré que, généralement, l'importance numérique d'une population fluctue périodiquement autour d'une moyenne et qu'il s'établit une sorte d'équilibre dynamique naturel ou équilibre biologique. Certains chercheurs ont été principalement frappés par le caractère cyclique de ces variations : ils y ont vu la conséquence directe d'une compétition entre l'Insecte et un facteur particulier du milieu

(généralement un parasite ou un prédateur). Ils ont affecté aux organismes vivants un certain nombre de qualités idéales et se sont livrés à des développements mathématiques souvent très séduisants pour l'esprit. Les écologistes qui ont une meilleure connaissance du milieu naturel, soutiennent, par contre, que les populations varient au hasard. L'équilibre précaire qu'ils observent n'est que la résultante d'actions antagonistes dues aux multiples facteurs du milieu.

Il est curieux de constater que ce sont des théories mathématiques qui ont fait, les premières, leur apparition. Celles de LOTKA (1925) ou de VOLTERRA (1926) ont été rapidement abandonnées parce que trop éloignées des données biologiques. Dès 1911, HOWARD et FISKE proposent de classer les facteurs du milieu en deux groupes ; il y a, d'une part, les facteurs catastrophiques et, d'autre part, les facteurs facultatifs, qualifiés ultérieurement par SMITH (1932) de « density dependant factors » ; ces derniers détruisent un pourcentage d'organismes qui s'accroît au fur et à mesure de l'augmentation numérique de la population. NICHOLSON (1933) a développé, à partir de cette idée, une nouvelle théorie selon laquelle les populations sont en état d'équilibre avec leur milieu (« environment »). Pour cela, il est nécessaire que l'action du facteur de contrôle soit gouvernée par la densité de la population contrôlée. Les « density governing factors » sont en fait les « density dependant factors » de SMITH. Le mécanisme est, presque toujours, une compétition intraspécifique, soit entre les individus pour un besoin d'importance vitale, soit entre les ennemis naturels pour lesquels ces individus sont regardés comme une proie indispensable. La base mathématique de cette théorie fut ultérieurement publiée en collaboration avec BAILEY (1935).

En ce qui concerne le cas d'une compétition entre parasites, un certain nombre de postulats ont d'abord été admis :

1° L'aire de recherche du parasite est indépendante de la densité de la population hôte.

2° L'ensemble des parasites recherchent leurs hôtes au hasard (généralisation de la loi de FISKE sur le superparasitisme : Chapitre VII).

3° La proportion d'hôtes que trouve le parasite par rapport au nombre total d'hôtes dans l'aire de recherche est indépendante de la densité des hôtes.

4° le parasite et l'hôte possèdent un certain nombre de qualités idéales dont nous ne citerons que les plus importantes : le parasite dispose d'un nombre d'œufs illimité et d'un temps illimité pour les déposer ; chaque hôte rencontré est automatiquement parasité ; la présence, à l'intérieur d'un Insecte phytophage, d'un excès d'œufs de l'Insecte entomophage n'affecte pas la vitalité et le développement des individus qui devraient normalement survivre.

Si les hôtes sont distribués uniformément dans une aire qui présente

des caractères écologiques constants et uniformes, la densité de la population de l'hôte et celle du parasite dépendront uniquement de la densité des générations antérieures des deux antagonistes et du pouvoir de multiplication des hôtes. Il se produit alors, dans le temps, des fluctuations alternées de la population de l'hôte et de celle du parasite ; la période d'oscillation a une durée minimum égale à quatre générations à condition que le taux de multiplication de l'Insecte phytophage soit supérieur à 50.

Cette théorie, beaucoup plus conforme aux données biologiques que celle de LOTKA-VOLTERRA, a connu un très grand succès dans les milieux anglo-saxons. On peut dire que presque tous les travaux expérimentaux, effectués depuis une vingtaine d'années sur les Insectes entomophages, ont pour but d'infirmer ou de confirmer les idées de NICHOLSON et BAILEY.

Il convient de souligner, dès maintenant, que les essais de vérification expérimentale sont assez rares (de BACH et SMITH, 1941 ; VARLEY, 1947) et très discutables (ANDREWARTHA et BIRCH, 1954). De plus, la fragilité des postulats a été prouvée dans de nombreux cas. FLANDERS (1942) a montré que l'achèvement de l'ovogenèse de certains parasites était lié au déclenchement d'un stimulus provoqué par la rencontre des proies ; si la densité des hôtes est insuffisante, les œufs sont résorbés sans être pondus. Les femelles de *Mormoniella*, au moment où elles déposent leurs œufs, se nourrissent aux dépens de l'hémolymphe qui perle au niveau de la blessure ; la maturation des ovocytes est conditionnée par la fréquence de cette prise d'alimentation (VARLEY et ROY, 1957). Ces deux exemples montrent que si la densité des hôtes est faible, le parasite peut ne pas disposer d'œufs mûrs au moment où il rencontre son hôte ; la proportion de proies parasitées varie donc avec la densité de ces dernières. D'autres auteurs ont montré que les dimensions de l'aire de recherche ne sont pas constantes (ROSENBERG, 1934) et que les parasites ne recherchent pas toujours les hôtes au hasard (ULLYETT, 1949). Comme nous le verrons ultérieurement, dans les conditions naturelles, les Insectes entomophages ne possèdent aucune des qualités idéales que leur prête NICHOLSON.

La principale théorie opposée par les écologistes est celle de THOMPSON (1929, 1939). Elle est basée sur des résultats fournis par l'observation. Cet auteur reconnaît aussi que le facteur nourriture ou nombre des hôtes a une importance primordiale dans l'abondance des parasites et des prédateurs mais il insiste sur le fait que le facteur hasard joue dans les conditions naturelles un rôle beaucoup plus grand que ne l'admet NICHOLSON. Les populations ne sont pas des systèmes autogouvernables ; leur variation numérique peut éventuellement prendre un aspect plus ou moins cyclique mais cette périodicité est due au hasard (COLE, 1956). La discontinuité et les particularités des habitats, provoquées par les

conditions climatiques et édaphiques, sont indubitablement les causes extrinsèques primaires de l'équilibre naturel.

Andrewartha et Birch (1954) rejettent aussi les dogmes de Nicholson. Ils soulignent que tous les facteurs du milieu peuvent, dans certains cas, jouer le rôle de « density depending factors » et qu'il n'y a donc aucune raison d'attribuer à ce caractère une importance spéciale. Selon ces auteurs, le nombre d'animaux d'une population naturelle peut être limité de trois façons : épuisement des ressources naturelles, inaccessibilité par suite des aptitudes limitées de recherche et de dispersion des individus ou période trop brève pendant laquelle le taux de multiplication est positif. De ces trois facteurs, le dernier est probablement le plus important dans la nature.

Trés récemment Milne (1957) et Solomon (1957) ont discuté ces diverses théories et sont arrivés à une conclusion intermédiaire par rapport aux points de vue respectifs des mathématiciens et des écologistes. Dans beaucoup de cas, une population ne peut réaliser un état d'équilibre avec son milieu mais c'est le milieu qui détermine les fluctuations numériques de la population, celle-ci étant toutefois partiellement responsable des conditions ambiantes. Pour Milne, le seul mécanisme pouvant « gouverner » de façon parfaite la densité d'une population est la compétition intraspécifique mais ce facteur ultime de contrôle ne peut être invoqué que dans quelques cas accidentels où l'abondance des Insectes est exceptionnelle. Selon Solomon (1957), il y a aussi des exemples de contrôle naturel par un processus de « density dependance » mais principalement dans les régions où les conditions climatiques sont pratiquement constantes.

En fait, tous les auteurs (Andrewartha et Birch, 1954 ; Thompson, 1956 ; Solomon 1957 ; Varley et Roy, 1957) en arrivent à la conclusion assez paradoxale suivante : alors que l'on assiste depuis trente ans à une floraison de théories sur les fluctuations de populations, il n'existe encore aujourd'hui presque aucun travail écologique complet dans ce domaine. La multiplication des recherches sur les causes de pullulation des Insectes dans les conditions naturelles devient donc une condition indispensable au progrès de nos connaissances.

B. — DÉTERMINISME DES FLUCTUATIONS DE POPULATION.

Nous avons montré dans les chapitres précédents de quelle façon divers facteurs écologiques pouvaient modifier l'abondance et la répartition des espèces entomophages ; nous allons essayer maintenant de préciser l'influence relative de ces différents facteurs sur les fluctuations de population des parasites.

1° Cas des parasites imaginaux.

a) *Microctonus melanopus*.

Au cours des années 1953 à 1955, le taux de parasitisme hivernal dû à l'action de *M. melanopus* est très faible (10 p. 100 de la population totale de *C. assimilis*). Nous avons vu que le parasite accélère l'élimination de la diapause de son hôte et peut reprendre son développement dès le début du printemps. Mais, à cette époque de l'année, il n'est encore qu'au premier âge larvaire et il ne parviendra au stade imaginal qu'au mois de juin, soit bien après la reprise d'activité de son hôte (fig. 37).

En 1954, nous récoltons, en 20 coups de fauchoir, 1 000 Charançons à l'are sur les Crucifères oléagineuses au début du mois de mai, et, par contre, 180 au début du mois de juin. Entre ces deux dates de capture, on doit admettre d'après le calcul que 100 hôtes sont morts par suite du parasitisme imaginal (10 p. 100 des *C. assimilis*) ; 720 individus ont été détruits par d'autres facteurs écologiques. Les *Microctonus* adultes de première génération parasitent environ 50 p. 100 des 180 Charançons qui sont encore en vie au début du mois de juin. Cette élévation du taux de parasitisme correspond en fait à une diminution de la population des Insectes entomophages ; en effet, en mai, il y avait 100 Charançons parasités et maintenant, il n'y en a plus que 90. Le taux de multiplication de *M. melanopus* est inférieur à un.

Au début du mois de juillet, lorsqu'apparaissent les parasites adultes de deuxième génération, la densité de la population hôte n'est plus que de 18 individus à l'are. Il appert que sur 180 Charançons encore en vie au mois de juin, la moitié a été tuée par les parasites et, parmi les autres individus, 80 p. 100 ont été détruits par d'autres facteurs. L'augmentation du rapport numérique des parasites et des hôtes, $\frac{90}{18}$ au lieu de $\frac{100}{180}$, pourrait laisser supposer qu'il va se produire une élévation du taux de parasitisme ; en fait, celui-ci reste sensiblement constant. La densité de la population hôte est alors extrêmement réduite ; les *Microctonus* ont une longévité relativement courte et une aptitude de recherche très limitée ; finalement, les deux antagonistes ont très peu de chances de se rencontrer.

Supposons, par exemple, que l'aire de recherche d'une femelle d'*Euphorinae* soit de un mètre carré et que cet Insecte se déplace au hasard. Suivant le calcul de probabilité, l'aire totale couverte par 90 femelles sera de soixante mètres carrés soit 60 p. 100 de la surface où sont répartis les 18 Charançons. En définitive, 10 à 11 d'entre eux seulement pourront être parasités. On constate que le taux de multiplication des Insectes entomophages est alors nettement inférieur à un et leur densité de population est réduite au dixième de sa valeur en période hivernale.

Les *Microctonus* adultes de troisième génération sont donc extrêmement peu nombreux mais leur apparition coïncide avec la sortie massive des *C. assimilis* de deuxième génération (plus de 1 000 individus à l'are). La densité des hôtes est alors sensiblement aussi élevée qu'au début du mois de mai. Le taux de parasitisme n'est toutefois pas supérieur à 10 p. 100 ce qui correspond néanmoins, pour *M. melanopus*, à un taux de multiplication égal à 10. La faiblesse du taux de parasitisme s'explique très bien par l'hypothèse avancée précédemment. Si l'Insecte entomophage a une aire de recherche d'environ un mètre carré, les 10 ou 11 parasites de troisième génération ne prospecteront qu'un dixième de la surface où se trouvent répartis les 1 000 *C. assimilis* et ne pourront donc parasiter que 10 p. 100 de ces hôtes.

Après s'être alimentés quelques jours aux dépens des Crucifères, les Charançons se réfugient en des lieux inaccessibles aux *Euphorinae*. A l'intérieur des hôtes en diapause, le parasite reste en arrêt de développement jusqu'au printemps suivant. Ses possibilités de multiplication estivale sur les autres espèces phytophages (*C. quadridens, C. pleurostigma*) sont extrêmement réduites car l'importance numérique de ces Insectes phytophages est négligeable comparée à celle de *C. assimilis* (fig. 37).

Supposons, toutes choses égales par ailleurs, que le taux de parasitisme hivernal atteigne 20 p. 100. Dans des conditions identiques à celles de 1954, la densité des Hyménoptères adultes de première génération va être deux fois plus élevée que dans le cas précédent. Par contre, le nombre d'hôtes sera légèrement inférieur puisque la mortalité parasitaire sera plus élevée. En juin, on ne rencontrera plus que 150 *C. assimilis* au lieu de 180. En conséquence, il va se produire une élévation du taux de parasitisme. Celui-ci ne doit pas être inférieur à 80 p. 100 si on se place dans les conditions les plus défavorables, c'est-à-dire si la fécondité de cette génération de *Microctonus* est identique à celle observée en 1954 et si la répartition des œufs de parasite est effectuée au hasard. Il y aura seulement 32 hôtes non parasités ; mais 80 p. 100 de ces individus seront morts lors de l'apparition des Hyménoptères adultes de deuxième génération. Finalement la troisième génération de *Microctonus* aura une densité inférieure à celle observée en 1954.

Il se produit donc obligatoirement une limitation de la densité des parasites à la fin du printemps par suite de la raréfaction des hôtes à cette époque de l'année. Ce phénomène n'est pas dû à un mécanisme de « density dependance » comme le conçoit NICHOLSON, c'est-à-dire à une augmentation rapide de la population entomophage qui aurait provoqué corollairement une diminution de plus en plus importante du nombre des Insectes phytophages par suite de la mortalité parasitaire. En fait, les adultes de *C. assimilis* ont une longévité extrêmement courte et meurent au cours des quelques mois qui suivent leur reprise d'activité printanière. Par suite

de cette mortalité naturelle, il se produit, au cours du printemps, une diminution rapide de la population hôte. Cette régression a, chaque année, sensiblement le même rythme et la même intensité.

Quoique les *Euphorinae* aient la possibilité de reprendre assez précocement leur développement printanier en abrégeant la durée de la diapause de leur hôte, ils parviennent au stade adulte bien après la période de reprise d'activité des Coléoptères, c'est-à-dire à une époque où, chaque année, la population imaginale de *C. assimilis* est déjà fortement réduite du fait de la mortalité naturelle. Cette diminution brutale du nombre de Charançons s'oppose à toute élévation sensible de la densité parasitaire et provoque tout au plus, passagèrement, une élévation du taux de parasitisme et de la compétition intraspécifique. La mortalité parasitaire qui en découle, tend à accentuer le « hiatus » existant entre la période d'abondance de la première génération de Charançons et celle de la deuxième génération. Même lors des années où nous avons constaté les plus fortes pullullations de *C. assimilis* (1954-55), la densité de parasites de troisième génération est encore trop faible pour que ceux-ci puissent parasiter une fraction importante des Insectes phytophages de deuxième génération. Ensuite, les Insectes entomophages subissent un arrêt de développement jusqu'au printemps suivant et ne peuvent ainsi se multiplier pendant toute la période où leurs hôtes sont particulièrement abondants.

Le rythme saisonnier de la fluctuation de la population de *C. assimilis* et les interrelations physiologiques entre l'hôte et le parasite s'opposent à toute élévation sensible de la densité parasitaire. Même lors des années où les pullulations de Charançons sont les plus importantes, les parasites ne détruisent qu'un nombre très limité d'Insectes phytophages et n'ont qu'une incidence réduite sur la multiplication de leur hôte. Entre 1952 et 1955, nous avons constaté des variations annuelles très sensibles de la pullulation des *C. assimilis*, variations qui doivent être attribuées à l'action d'autres facteurs écologiques.

En fait, il se produit au printemps un équilibre temporaire entre la densité des deux antagonistes mais celui-ci est chaque année remis en cause par les variations numériques de la population de Charançons que le parasite est incapable de contrôler efficacement.

b) **Parasites imaginaux des Phyllotreta.**

Les conditions de multiplication des espèces de *Microctonus* qui se développent aux dépens des *Phyllotreta* sont assez différentes de celles de *M. melanopus*. La diminution printanière de la population hôte, due à la mortalité naturelle, est moins rapide que dans le cas de *C. assimilis*. Certaines espèces d'Altises ont un cycle bivoltin, c'est-à-dire qu'elles donnent naissance au cours de l'été à une deuxième génération d'adultes

sur laquelle les *Microctonus* peuvent se multiplier car cette génération ne présente pas de diapause. Les parasites imaginaux des Altises ont un développement plus précoce et plus rapide que *M. melanopus* et 3 générations se succèdent de mai à juillet. Enfin, ces *Euphorinae* peuvent être détruits par un parasite secondaire *Mesochorus phyllotretae*.

Tableau XXVII

Taux du parasitisme imaginal observé chez divers Phyllotreta nuisibles aux Crucifères (Versailles, 1955).

A : pourcentage de Coléoptères parasités par des Microctonus ; B : pourcentage de Microctonus contenant des parasites secondaires (Mesochorus sp.) ; x : nombre d'hôtes trop faible pour pouvoir apprécier le taux du parasitisme ; ----- : fin de la première génération de Phyllotreta.

Dates de récolte	*P. aerea*		*P. atra*		*P. consobrina*		*P. nemorum*		*P. nigripes*		*P. undulata*		*P. vittula*	
	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B
23/3					0		10		2				30	10
30/3			80	16	0		18		2		0		40	
8/4	35,5		23	0	0		10		0				35	
14/4	11		12	0	0		7,5		0				26	
22/4	11		22,5	11	0		16	14	0		0		24	
30/4			0	0					0				0	
6/5			10	0			0		0		0		0	
10/5	11		0	0					10					
17/5	12		18	0	17		9		30		23		x	
23/5			17,7	2	0		50	x	32		12		66	
1/6			8,6	50	50		21		50		12		25	
8/6	0		55,5	x	0		59		51		26			
15/6	25		59	33	49		77	x	60	20	10		50	
22/6	x		76,5	100	20		x		100	90	47		75	
	.....						.....							
28/6			63,5	80							66		90	100
6/7			45	x	11						33	50		
			.....	.....	.....									
13/7			0		0		6		.....	.....	.....	...	.....	.....
19/7	12		7		7		0		0		0		5	
26/7	5,5		0		17		14		11		0		0	
2/8			2,5		4		0		0		0		10	
8/8	0		0		0		20		0		0		x	
16/8			0		0				0		0		40	
23/8	10		0		0				0		0		0	
30/8			0		0				0		0		50	
5/9	0		5		5				5		0			
12/9	5,5		10		0				0		0			
19/9	0		33	x	3-4				0					
27/9-4/10	0				6-7				14-15	x				

Le taux de parasitisme hivernal, observé de 1954 à 1957, est en général faible quoique assez variable suivant l'espèce hôte (0 à 25 p. 100). Les Hyménoptères adultes de première génération apparaissent, comme dans le cas précédent, bien après la reprise d'activité de leur hôte (mai au lieu de mars). Leur densité relativement faible et les conditions climatiques défavorables ne permettent pas une élévation sensible du taux

de parasitisme qui ne dépasse pas 30 p. 100. Compte tenu de la mortalité imaginale des Altises, la densité de la population entomophage n'a pas augmenté par rapport à la période hivernale. L'importance relative des hyperparasites (*Mesochorus*) reste alors négligeable : 0 à 16 p. 100 des larves de *Microctonus* sont envahies par des parasites secondaires (tableau XXVII).

Les Hyménoptères adultes de deuxième génération apparaissent en juin. A cette époque de l'année, la population d'Altise a sensiblement diminué par suite de la mortalité naturelle et aussi de la mortalité parasitaire ; les conditions climatiques sont plus favorables et le taux de parasitisme avoisine souvent 75 p. 100 et même 100 p. 100 chez certaines espèces phytophages (*P. nigripes*, *P. nemorum*, *P. atra*). Comme dans le cas de *C. assimilis*, cette élévation du taux de parasitisme ne correspond pas à une augmentation de la densité parasitaire mais tout au plus à une stabilisation de la population. On constate, à cette époque, une intensification considérable de l'activité des *Mesochorus* ; dans certains cas, 80 et même 100 p. 100 des larves de *Microctonus* contiennent des hyperparasites.

Les *Euphorinae* adultes de troisième génération sont donc extrêmement peu nombreux. Lorsqu'ils apparaissent au début du mois de juillet, les Altises de première génération ont presque totalement disparu du fait de la mortalité naturelle et aussi de la mortalité parasitaire tandis que les Coléoptères de deuxième génération commencent seulement à se transformer en adultes. Le taux de parasitisme est donc extrêmement faible et la densité de *Microctonus* atteint, alors, son niveau le plus bas. On constate que, parallèlement, l'activité des hyperparasites devient négligeable et le restera d'ailleurs jusqu'au printemps suivant.

Les espèces à cycle univoltin représentent, pendant tout l'été, l'immense majorité des Altises. Contrairement aux Charançons, ces Insectes phytophages restent sur les Crucifères jusqu'au mois de septembre. Une grosse partie de la descendance des Hyménoptères de troisième génération se développe donc dans des hôtes à cycle univoltin et reste en arrêt de développement jusqu'au printemps suivant. Les œufs de *Microctonus* déposés dans des Altises à cycle polyvoltin (*P. consobrina*, *P. aerea*) donnent naissance, au début du mois d'août, à quelques Hyménoptères adultes. Leur densité est alors trop faible pour qu'ils puissent parasiter une fraction importante de la population hôte qui est extrêmement abondante. Une grande partie de la descendance de ces *Euphorinae*, déposée dans les Coléoptères univoltins, reste en arrêt de développement jusqu'au printemps suivant. Les quelques parasites qui se développent aux dépens des Altises à cycle bivoltin se transforment en adultes au mois de septembre. A cette époque de l'année, les Coléoptères adultes de deuxième génération ont presque tous disparu ; par contre,

les Insectes parfaits de troisième génération, appartenant aux espèces *P. consobrina* et *P. aerea*, commencent à sortir ; les quelques *Microctonus* qui seront déposés dans ces hôtes, alors en état de prédiapause, resteront en arrêt de développement jusqu'au printemps suivant (fig. 41).

Ici encore, les variations numériques saisonnières des Insectes phytophages et les interrelations physiologiques qui existent entre le parasite et l'hôte limitent considérablement la multiplication des *Microctonus*. La diminution progressive et rapide de la population printanière des

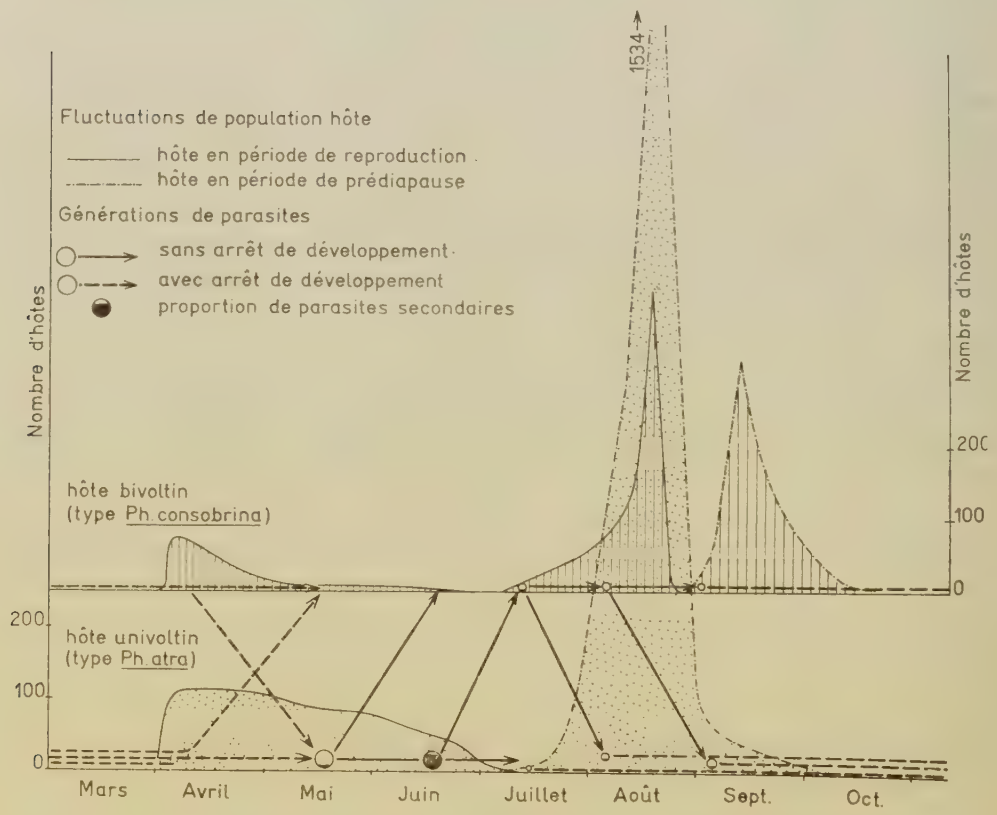

FIG. 41. — Fluctuations saisonnières de la population imaginale de *Phyllotreta* à cycle uni- ou bivoltin et succession des générations de leurs parasites *Microctonus* sp.

Altises, consécutive à la mortalité naturelle, s'oppose à toute augmentation sensible de la densité parasitaire au cours du printemps. Elle provoque, tout au plus, une élévation progressive et temporaire de la compétition intraspécifique chez les Hyménoptères et une augmentation du taux de parasitisme qui tend à accentuer de plus en plus fortement le « hiatus » entre la première et la deuxième génération d'Altises. A la fin du printemps, la densité des *Microctonus* est très faible ; ils ne peuvent donc parasiter qu'une fraction négligeable des Coléoptères adultes nouvellement éclos. Durant tout l'été et l'automne, la proportion d'hôtes en état de reproduction est trop limitée pour permettre une multiplication

importante des Hyménoptères et une élévation sensible du taux de parasitisme des Altises.

Cette variation saisonnière de la population-hôte n'a pas seulement une action directe sur la multiplication des Insectes entomophages, elle a aussi une action indirecte très importante en modifiant l'activité des parasites secondaires (*Mesochorus phyllotretae*). Le taux de parasitisme dû à l'action des *Microctonus* est relativement faible durant l'été mais le nombre des Altises est alors infiniment plus élevé qu'au printemps ; en conséquence, la densité de parasites primaires est en général plus élevée en période estivale qu'en période printanière. Or, on constate paradoxalement que l'activité des *Mesochorus* est d'autant plus élevée que la densité de *Microctonus* est plus faible.

Un phénomène analogue a été observé par De Bach (1949) dans le cas d'un complexe parasitaire comprenant une Cochenille *Pseudococcus longispinus*, un parasite primaire *Anarhopus sydneyensis* et un hyperparasite *Lygocerus* sp. Cet auteur signale que le pourcentage d'*Anarhopus* parasités par *Lygocerus* augmente lorsque la densité d'*Anarhopus* diminue. C'est ce qu'Andrewartha (1954) a appelé le paradoxe de la rareté dans l'abondance. Un tel phénomène s'explique par le comportement de *Lygocerus* ; celui-ci ne peut déceler la présence des larves du parasite interne des Cochenilles qu'en introduisant sa tarière à l'intérieur de la cavité générale de l'Insecte phytophage. Lorsque la densité d'*Anarhopus* est élevée, en fait le pourcentage de Cochenilles parasitées est excessivement faible mais leur nombre est très important. Le taux de multiplication de *Lygocerus* est alors très réduit parce que cet hyperparasite perd un temps considérable à prospecter des Cochenilles non parasitées ; il meurt finalement avant d'avoir pu parasiter un nombre appréciable d'*Anarhopus*. Par contre, lorsque la densité de parasites primaires est faible, cela tient à ce que le nombre de Cochenilles est très réduit mais la plupart de ces Insectes phytophages contiennent des larves d'*Anarhopus*. Lorsque *Lygocerus* rencontre une Cochenille, il peut, presque à chaque fois, déposer un œuf.

Le comportement de *Mesochorus phyllotretae* est en tout point analogue à celui de ce parasite secondaire. Son activité sera donc d'autant plus forte que le pourcentage d'Altises parasitées sera plus élevé. Si l'on s'en réfère aux résultats de 1954, la relation entre les deux phénomènes n'est d'ailleurs pas linéaire. Tant que le taux de parasitisme dû aux *Microctonus* est inférieur à 50 p. 100, le taux d'hyperparasitisme reste faible (< 20 p. 100) ; mais il croît ensuite très rapidement pour atteindre 90 à 100 p. 100 dès que le taux de parasitisme atteint 75 à 80 p. 100. Or, une telle élévation du taux de parasitisme a un caractère saisonnier ; elle ne correspond pas à une élévation de la densité des *Microctonus* mais, au contraire, à une diminution de la population d'Altise dont la cause

primaire est indépendante de toute action parasitaire. Ainsi, l'activité des *Mesochorus* est elle-même réglée par la fluctuation saisonnière de la population d'Insectes phytophages. Plus les conditions de survivance des *Euphorinae* seront aléatoires, plus ils seront attaqués par les parasites secondaires. De 1954 à 1957, nous avons régulièrement constaté, à la fin du mois de juin, des taux d'hyperparasitisme atteignant 80 et même 100 p. 100 sur les Altises les plus fortement parasitées par les *Microctonus*.

Finalement, ces parasites primaires ne peuvent détruire, chaque année, qu'un nombre limité d'Altises. C'est donc la densité annuelle des hôtes, sur laquelle les *Microctonus* ne peuvent avoir qu'une influence limitée, qui déterminera principalement la densité des Insectes entomophages.

2° Cas des parasites larvaires polyvoltins.

La multiplication des parasites larvaires polyvoltins présente des caractères assez différents de celle des parasites imaginaux.

Les variations numériques saisonnières de la population de Coléoptères adultes en état de reproduction entraînent obligatoirement, avec un certain décalage, une fluctuation périodique de la population larvaire appartenant à la même espèce phytophage. De plus, nous avons signalé à plusieurs reprises que l'importance de la ponte des *Curculionidae* et des *Nitidulidae* variait considérablement avec la nature et le stade phénologique de la Plante-hôte. La nature du peuplement végétal provoque ainsi de profondes modifications dans l'abondance et la répartition des larves de Coléoptères.

Les parasites larvaires tuent leurs proies quand elles ont atteint le stade prénymphal. Cette mortalité parasitaire n'a aucune incidence immédiate sur la densité des hôtes au stade réceptif. Elle provoquera ultérieurement une diminution du nombre de Coléoptères adultes, mais ceux-ci ne se reproduiront que l'année suivante. Contrairement aux parasites imaginaux, les parasites de larves n'ont qu'une incidence tardive sur l'abondance des proies et ne modifient pas la densité des hôtes rencontrés, au cours d'une même année, par les générations successives d'Hyménoptères.

Le degré de voltinisme de ces Insectes entomophages n'est pas influencé par l'état physiologique de leur hôte. Ces Hyménoptères ne présentent pas de diapause et le nombre ainsi que la durée des générations annuelles dépendent uniquement des conditions climatiques.

a) Parasites de Méligèthes.

Contrairement aux autres Coléoptères des Crucifères, les Méligèthes peuvent être rencontrés au stade larvaire depuis le début du printemps

jusqu'à l'automne. Les Hyménoptères polyvoltins parasites de ces larves semblent strictement monophages et, tout au moins dans la région parisienne, ne présentent pas d'alternance saisonnière d'hôtes.

Nous avons vu, au chapitre V, le rôle considérable que pouvait jouer la nature du peuplement végétal sur les fluctuations de populations de Méligèthes. Nous étudierons d'abord le cas où se trouvent juxtaposées des cultures étagées de Crucifères d'hiver et de printemps, conditions qui permettent un étalement maximum de la période de reproduction des Insectes phytophages.

Les captures effectuées de 1952 à 1955 (fig. 5) nous ont montré que les Hyménoptères adultes de première génération sont extrêmement peu nombreux ; ils apparaissent généralement après la période de pullulation maximum des larves de Méligèthes sur les Crucifères d'hiver. Malgré cette absence de synchronisme, ils parasitent couramment 30 à 50 p. 100 des hôtes qui se développent sur les Colzas d'hiver. Alors que nous avions capturé 11 *D. capito* en mai 1952 (première génération), nous en avons obtenu 168 en juin (2e génération) ce qui laisserait supposer que le taux de multiplication était alors supérieur à 15. Ce chiffre, très élevé, est toutefois nettement inférieur à la fécondité potentielle de ces Insectes.

En juin, le nombre de parasites adultes est donc nettement plus élevé qu'en mai ; par contre, la population larvaire de Méligèthes qui se trouve à la fois sur le Colza d'hiver et sur le Colza de printemps, est déjà moins abondante par suite de la mortalité des femelles reproductrices. Les parasites ont tendance à concentrer leur activité sur une partie de l'aire de répartition de leur hôte, c'est-à-dire sur les peuplements, à forte densité florale, en l'occurrence les Crucifères de printemps. En conséquence, on constate alors, sur ces végétaux, un taux de parasitisme très élevé (75 et même 85 p. 100). La ponte des Hyménoptères étant répartie au hasard, il y a en moyenne 1,35 à 2 larves de parasites par hôte. Comme ces Insectes entomophages ont des mœurs monoparasitaires, 28 à 50 p. 100 de la descendance se trouve détruite du fait de la compétition inter- ou intraspécifique sur le Colza de printemps alors que sur le Colza d'hiver une forte proportion des hôtes n'est pas parasitée.

La troisième génération d'Hyménoptères adultes qui apparaît à la fin du mois de juillet est encore très abondante, parfois même plus abondante que la seconde. Mais, à cette époque, les Crucifères de printemps sont généralement en fin de floraison ; la mortalité naturelle est déjà très élevée chez les imagos de Méligèthes : la densité de la population hôte est alors très réduite. Il en résulte une élévation sensible du taux de parasitisme qui avoisine généralement 90 à 100 p. 100. Le fait que les Hyménoptères pondent au hasard ne s'avère plus un facteur limitatif de leur pullulation puisque, de toute façon, la quasi-totalité des Coléoptères est parasitée. Mais ces Insectes entomophages ont tendance à con-

centrer leur activité dans des zones de plus en plus réduites du peuplement végétal où se trouvent encore de fortes densités florales. Ce comportement provoque une accentuation locale des phénomènes de multi- et de superparasitisme ; les larves d'Hyménoptères, trop nombreuses dans un même hôte, finissent par s'entretuer et aucune d'entre elles ne réussit à survivre. Par contre, sur une grande partie du peuplement végétal, les larves de Meligèthes ne sont pas parasitées.

Très peu d'Hyménoptères de quatrième génération parviendront au terme de leur développement dans le courant du mois d'août. A cette époque de l'année, les Crucifères cultivées ont terminé leur floraison et les Méligèthes adultes en état de reproduction sont presque tous disparus. Les larves de ces Insectes phytophages sont non seulement en très petit nombre mais, de plus, dispersées sur de très grandes surfaces où se trouvent disséminées les Crucifères adventices. Les chances de rencontre entre l'hôte et le parasite sont alors très faibles. Deux générations devront encore survivre avant l'hiver dans des conditions aussi défavorables. Il n'est pas étonnant qu'au printemps suivant le nombre de parasites polyvoltins soit, chaque année, extrêmement réduit.

On conçoit que tout facteur écologique tendant à accentuer cette raréfaction saisonnière des hôtes, rendra encore plus aléatoire la survivance estivale ou hivernale des parasites. C'est le cas notamment d'une culture exclusive de Colza d'hiver. Ces plantes sont en fin de floraison au moment où les Hyménoptères de deuxième génération se transforment en adultes (juin). A cette époque, la densité des larves de Méligèthes est égale au vingtième et parfois au centième de ce qu'elle était en mai (fig. 31). Dès leur deuxième génération, les parasites polyvoltins rencontrent des conditions très défavorables à leur survivance et à leur multiplication. Finalement, la première génération printanière sera encore beaucoup moins nombreuse que dans le cas précédent. Il n'est donc pas étonnant que le pourcentage de Méligèthes parasitées par les Hyménoptères polyvoltins sur le Colza d'hiver soit, en général, dix fois moins élevé lorsque ces cultures sont isolées que lorsqu'elles se trouvent au voisinage de Crucifères de printemps.

Alors que l'évolution des conditions climatiques au cours de l'année tend à favoriser une multiplication de plus en plus rapide des espèces entomophages, l'interaction des caractères biologiques et physiologiques des Insectes phytophages et de la Plante provoque une raréfaction de plus en plus accusée des hôtes disponibles. Cet asynchronisme est à l'origine d'une compétition parasitaire à caractère passager et saisonnier qui ne correspond nullement à une augmentation continue du nombre des parasites.

Tout facteur qui permet d'atténuer cet antagonisme entre les fluctuations de population des deux espèces, tend à favoriser la multipli-

cation et l'efficacité des parasites. L'existence d'un peuplement de Crucifères à floraison très échelonnée provoque une raréfaction beaucoup plus lente de la population de Méligèthes et permet un décuplement du taux de parasitisme moyen. Cependant, même dans ces conditions optimales, les caractères biologiques de l'hôte et du végétal, adaptés au rythme saisonnier du climat, provoquent une diminution considérable de la densité du parasite en période estivale. Certaines années où les conditions de survivance estivale sont particulièrement favorables, il apparaît un nombre relativement important d'Insectes entomophages au printemps ; le taux de parasitisme, en pleine période de multiplication des larves de Méligèthes (fin avril, mai, début juin), peut alors être très élevé. Un contrôle vraiment efficace de la population hôte nécessiterait toutefois la prolongation de cette action durant plusieurs années. Or, suivant les particularités climatiques estivales, l'abondance des hôtes à cette époque de l'année varie de façon considérable. A une année pendant laquelle la densité parasitaire a été particulièrement élevée, peut ainsi succéder une année de raréfaction marquée de la population entomophage, comme le prouvent les observations effectuées de 1952 à 1956.

Les populations de parasites ne subissent pas des fluctuations cycliques mais varient chaque année en fonction des conditions particulières de survivance estivale et ne parviennent que saisonnièrement à se maintenir en état d'équilibre avec la population de Méligèthes.

b) **Autres parasites larvaires polyvoltins.**

Les autres parasites larvaires polyvoltins, notamment *D. oleraceus* et *D. morosus*, effectuent des alternances saisonnières d'hôtes. Cette adaptation s'avère indispensable à la survivance de ces espèces entomophages car la période de réceptivité de leurs hôtes printaniers est relativement brève (trois à quatre mois).

Mais, en raison des caractères biologiques des Crucifères et des Insectes phytophages qui sont inféodés à cette famille végétale, il existe toujours un « hiatus » estival pendant lequel les larves de Coléoptères sont extrêmement peu nombreuses. Les espèces à diapause hivernale cessent de se reproduire dès la fin du mois de juin ou le début du mois de juillet, alors que les espèces à diapause estivale ne commencent à déposer leurs œufs qu'à la fin du mois d'août ou au début du mois de septembre (fig. 32). De plus, il n'existe aucune corrélation entre l'abondance des hôtes printaniers et celle des hôtes hivernaux, l'un des deux pouvant être très rare dans un peuplement végétal donné. Mais, même lorsqu'il est abondant, le parasite peut éprouver beaucoup de difficultés à le déceler ou le parasiter (cas notamment de *C. assimilis* p. 584).

La période de pullulation des hôtes printaniers est donc excessivement brève ; les Hyménoptères n'ont pas le temps de se multiplier, la densité des proies atteignant rapidement un niveau critique. Cette raréfaction estivale extrêmement rapide et accentuée des larves de Coléoptères provoque automatiquement une compétition interspécifique intense chez les *Diospilinae*, et notamment chez *D. morosus*. Le taux de superparasitisme est si élevé que la plupart des larves de l'Insecte entomophage s'entretuent à l'intérieur de la cavité générale de leur hôte. A la fin de l'été, le nombre de parasites adultes est donc extrêmement faible. A cette époque, les larves de l'hôte d'hiver commencent à peine à éclore. Les conditions climatiques automnales et hivernales empêchent toute multiplication des *Diospilinae* jusqu'au printemps suivant. Le taux de parasitisme reste donc relativement faible à cette époque de l'année.

Ainsi, même dans les peuplements végétaux les plus favorables à la multiplication des Insectes phytophages, le rythme saisonnier des fluctuations de la population hôte empêche tout accroissement sensible de la densité des Hyménoptères polyvoltins. Ceux-ci sont incapables de se multiplier pendant un laps de temps suffisamment long pour provoquer une réduction sensible du nombre des insectes phytophages.

Comme dans le cas des autres parasites polyvoltins, l'importance de la raréfaction saisonnière des hôtes sera un facteur déterminant de l'activité des Hyménoptères. Cette activité subira des variations sensibles dans l'espace en fonction de la nature du peuplement végétal ; en effet, nous avons vu que les espèces phytophages se maintiennent difficilement et que les espèces entomophages éprouvent de grosses difficultés à déceler ou à parasiter leur hôte sur certaines variétés de Crucifères. Dans un biotope donné, la densité des Hyménoptères présentera ainsi des écarts annuels sensibles. En effet, les particularités climatiques modifient constamment l'abondance des hôtes et la synchronisation de leurs cycles en allongeant ou en raccourcissant la durée de leur période de diapause et de reproduction.

3° Cas des parasites larvaires univoltins.

Les Hyménoptères appartenant au genre *Isurgus* et *Thersilochus* n'ont qu'une génération par an et restent en diapause au stade imaginal, de l'été jusqu'à la fin de l'hiver ou jusqu'au printemps suivant. Ces Insectes entomophages échappent ainsi aux fluctuations saisonnières du milieu. Toutefois, leur diapause est indépendante de celle de leur hôte ; elle ne se produit pas exactement à la même époque de l'année et ne présente pas les mêmes caractères écologiques. Dans la plupart des cas, la « coïncidence » (THALENHORST, 1950) entre le stade réceptif

de l'hôte et la période de reproduction du parasite est très imparfaite ; elle varie d'une année à l'autre en fonction des particularités climatiques (chapitre III).

Nous avons vu antérieurement que les sorties d'*Isurgus* sp. sont très échelonnées, ce qui permet un étalement de leur activité parasitaire. Cependant, les premiers Hyménoptères adultes apparaissent au début du mois de mai alors qu'une fraction importante de la population de Méligèthes a déjà fini son développement larvaire. La densité de ces parasites n'atteint un niveau élevé qu'à la fin du mois de mai. Ils ne

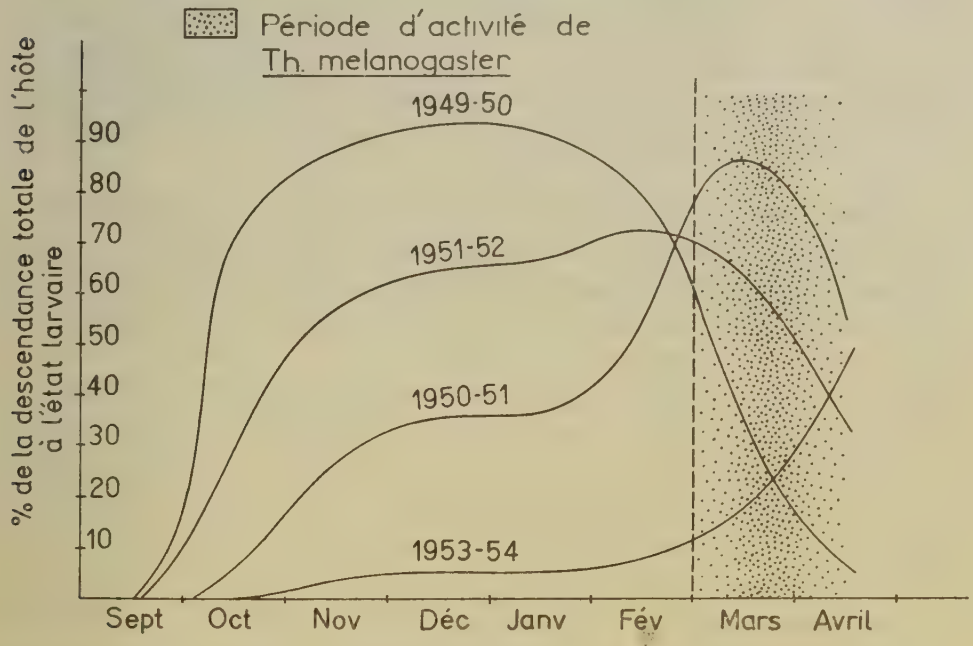

FIG. 42. — Variations annuelles du pourcentage de larves de *P. chrysocephala* susceptibles d'être rencontrées par leur parasite spécifique *Th. melanogaster*.

peuvent donc rencontrer qu'une fraction relativement faible des hôtes et sont incapables de contrôler efficacement les fluctuations annuelles de la population de Méligèthes. En dehors des particularités climatiques qui modifieront chaque année la coïncidence entre le stade réceptif de l'Insecte phytophage et la période de reproduction des *Isurgus*, nous avons vu précédemment que divers facteurs écologiques sont susceptibles de faire varier l'abondance de ces parasites : intensité de la compétition intraspécifique avec les Hyménoptères polyvoltins (notamment *D. capito*), réaction d'enkystement des hôtes, mortalité imaginale pendant la période de diapause.

Contrairement aux *Isurgus*, les adultes de *Th. melanogaster* ont des sorties très groupées ; leur période d'activité parasitaire se situe généralement au mois de mars et au début du mois d'avril. Leur hôte, *P. chrysocephala*, a une diapause estivale et se reproduit du mois de septembre au

mois de mai si bien qu'une fraction importante de la population larvaire provenant d'œufs pondus à une époque tardive, échappe constamment à l'action de cet Hyménoptère. Nous avons pu montrer dans une étude antérieure (BONNEMAISON et JOURDHEUIL, 1954) que les particularités climatiques de l'automne arrivent à modifier considérablement l'abondance et l'état de développement des larves de cette Altise au moment de l'apparition des *Thersilochus*. Lorsque l'hiver est très rigoureux (1955-56), la quasi-totalité de la population hôte peut être détruite par le gel. Lorsque l'automne est assez froid (1953-54), la majeure partie des *Psylliodes* se trouve encore à l'état embryonnaire au mois de mars. Au contraire, si la température est élevée (1951-52), une partie des larves est déjà enfouie dans le sol ; la plupart des autres individus sont en fin de développement larvaire ; ils ne se trouvent plus dans les pétioles mais à l'intérieur des tiges où les parasites ne peuvent plus les atteindre (fig. 42).

Nous avons vu précédemment que les larves de *C. quadridens* effectuent la majeure partie de leur développement à l'intérieur des tiges de Crucifères ; une fraction importante de la population hôte échappe ainsi constamment à l'attaque de *Th. tripartitus* qui possède un oviscapte relativement court.

Quoique ces *Thersilochus* parasitent généralement une proportion beaucoup plus élevée de Coléoptères que les *Isurgus*, il y a peu de chance pour qu'il se réalise un équilibre entre la densité de l'Insecte entomophage et celle de l'Insecte phytophage. Même si ces Hyménoptères ont un potentiel de multiplication élevé, ils ne pourront provoquer qu'une fluctuation périodique très atténuée de la population de Coléoptères. En effet, même lorsque les *Thersilochus* sont très nombreux, une fraction importante des hôtes échappe à leur attaque et continue à se reproduire. Nous avons vu précédemment que l'importance numérique des Insectes phytophages subit des variations brutales et irrégulières sous l'action de divers facteurs écologiques (variations du taux de mortalité aux différents stades et de la fécondité, coïncidence plus ou moins imparfaite entre la croissance du végétal et la période de reproduction du Coléoptère). D'autre part la « coïncidence » entre le stade réceptif de l'hôte et la période de reproduction du parasite est très différente d'une année à une autre ; il n'y a donc aucune corrélation étroite entre le nombre d'Insectes phytophages rencontrés chaque année par les *Thersilochus* et le nombre total d'hôtes qui existent dans un biotope donné.

En conséquence, les variations pluri-annuelles du niveau de la population hôte qui pourraient être provoquées par un accroissement progressif du nombre des Hyménoptères seront non seulement masquées mais n'auront aucune chance de se produire en raison des variations perpétuelles des conditions de milieu. Pour ces causes indépendantes de l'inter-

action Insecte phytophage-Insecte entomophage, les Coléoptères peuvent se raréfier subitement alors que le nombre de *Thersilochus* tend au contraire à augmenter. Dans ce cas, il se produira accidentellement une élévation de la compétition intraspécifique chez les parasites qui accentuera temporairement la raréfaction des hôtes, mais les conditions peuvent être complètement inversées l'année suivante.

En fait, ces Hyménoptères contribuent efficacement à la limitation des pullulations d'Insectes phytophages mais il agissent beaucoup plus à la façon d'un facteur catastrophique qu'à celle d'un facteur « density dependant » si l'on s'en réfère aux définitions de Smith (1932). La densité de ces *Thersilochus* dépendra principalement du nombre d'hôtes que le parasite est susceptible de rencontrer, c'est-à-dire des variations annuelles de la densité des Insectes phytophages et de la « coincidence » entre le stade réceptif des Coléoptères et la période de reproduction des Hyménoptères.

Pour que la compétition intraspécifique chez les *Thersilochina* puisse être la cause principale de la fluctuation périodique de la population hôte et de la population parasitaire, deux conditions semblent être particulièrement importantes : il faut, d'une part, que la rencontre des deux antagonistes soit assez étroitement synchronisée et, d'autre part, que l'Insecte entomophage soit capable de parasiter une proportion élevée des proies disponibles. Comme nous l'avons vu précédemment, de telles conditions se trouvent réalisées dans un seul cas, celui de *Th. fulvipes*. Les observations de plein air effectuées de 1952 à 1956 semblent prouver qu'il existe alors un certain équilibre entre la population de cet Hyménoptère et celle de *C. napi* avec appartion périodique d'une compétition intraspécifique intense chez cet *Ophioninae* (tableau I).

C. — CONCLUSIONS

Il est extrêmement rare que les fluctuations numériques des Insectes phytophages et des Insectes entomophages puissent être attribuées à un accroissement progressif de la population parasitaire, lequel provoquerait périodiquement une régression plus ou moins brutale de la population hôte et s'accompagnerait d'une compétition inter- ou intraspécifique intense chez les Hyménoptères. Il apparaît, de façon saisonnière ou accidentelle, une accentuation de multi- ou du superparasitisme mais ce phénomène résulte généralement d'une diminution du nombre des hôtes disponibles dont l'origine est indépendante de toute action parasitaire.

Les Hyménoptères ont pourtant un potentiel de multiplication élevé. Les *Diospilinae* notamment ont, selon les espèces, cinq à six générations dans l'année ; leur sex ratio est voisin de un et chaque femelle est capable de produire plusieurs centaines d'œufs.

La plupart de ces espèces se reproduisent à une époque où les conditions climatiques sont très favorables à leur activité parasitaire (mai à septembre). Les *Thersilochina* qui apparaissent parfois dès le mois de mars, effectuent leur croissance ovocytaire en période de diapause et ont en réserve, dès leur éclosion, plusieurs centaines d'œufs prêts à être pondus. Ces Insectes hivernent à l'état adulte dans leur cocon et, à l'exception du genre *Isurgus*, ont durant cette saison une mortalité imaginale pratiquement nulle. Les Hyménoptères polyvoltins (*Diospilinae, Euphorinae*) sont alors en arrêt de développement à l'intérieur de la cavité générale de leurs hôtes et ces derniers sont bien adaptés aux conditions climatiques hivernales.

Certains Insectes entomophages sont l'objet de réactions d'enkystement ou peuvent mourir au cours de leur développement endoparasitaire. De tels accidents sont assez rares. Il existe plus généralement, entre l'hôte et le parasite, des régulations physiologiques qui sont très favorables à la survivance des Hyménoptères et permettent, notamment, une synchronisation plus ou moins étroite entre le développement des deux antagonistes.

En fait, quel que soit le potentiel biotique (Chapman, 1932) de l'Insecte entomophage, ce dernier ne peut généralement utiliser qu'une fraction très réduite des ressources disponibles. Les larves de Coléoptères sont parfois localisées très profondément à l'intérieur des tissus végétaux et les Hyménoptères n'arrivent pas à les déceler ou à les parasiter. Les Insectes phytophages à l'état adulte échappent très souvent à l'attaque des parasites imaginaux soit en se laissant tomber sur le sol (*Curculionidae*) soit en effectuant des sauts (*Halticinae*).

Ce manque d'adaptation éthologique a souvent beaucoup moins d'importance que le manque d'adaptation écologique. Lorsque les chercheurs étudient au laboratoire les conditions de multiplication des parasites, ils s'efforcent de faire coïncider aussi étroitement que possible le stade réceptif de l'hôte et la période de reproduction du parasite. Les Insectes sont placés dans un milieu qui présente des caractéristiques physiques constantes dans le temps et dans l'espace et dont le volume est étroitement limité. Ces conditions expérimentales correspondent assez bien aux prémices de la théorie de Nicholson.

Dans les conditions naturelles, la rencontre entre l'hôte et le parasite (« coïncidence » : Thalenhorst, 1950) dépend de multiples facteurs écologiques qui agissent de façon indépendante et souvent différente sur la répartition chronologique et spatiale des deux antagonistes. Le milieu dans lequel évoluent les Hyménoptères que nous avons étudiés est particulièrement variable dans l'espace et dans le temps.

Par suite des interactions entre le Climat, le Végétal et l'Insecte phytophage, l'importance numérique des hôtes au stade réceptif subit

des variations saisonnières extrêmement accusées ; on constate généralement une pullulation soudaine, soit au printemps, soit à l'automne, suivie d'une raréfaction progressive au cours des mois suivants. La densité des parasites polyvoltins est si fortement limitée par la diminution périodique du nombre de proies que ces Hyménoptères ne sont généralement plus assez nombreux pour parasiter une proportion élevée de Coléoptères pendant la brève période où ces derniers sont particulièrement abondants. Les Insectes entomophages à cycle univoltin échappent à ces variations saisonnières du milieu mais leur diapause présente des caractères écologiques assez différents de celle de leur hôte. La synchronisation entre le stade réceptif du Coléoptère et la période de reproduction de l'Hyménoptère est toujours plus ou moins imparfaite.

Il se produit non seulement un manque de « coïncidence » chronologique mais aussi un manque de « coïncidence » spatiale. En raison du cycle annuel de la plante, les Insectes phytophages sont périodiquement obligés de changer d'habitat. Ceux-ci sont très bien adaptés à de tels déplacements et peuvent effectuer des vols de plusieurs kilomètres ; il n'en est pas de même des Hyménoptères. D'autre part, les Insectes phytophages se réfugient obligatoirement, à certaines époques de l'année, dans des biotopes où il est très difficile aux Insectes entomophages de les déceler ou de les parasiter. Enfin les parasites polyvoltins ont souvent tendance à concentrer leur activité sur une fraction parfois très limitée de l'aire de répartition des Coléoptères.

Dans un milieu aussi variable dans le temps et dans l'espace, les Hyménoptères ne trouvent finalement qu'une fraction souvent réduite des hôtes disponibles. Même si, dans ces conditions écologiques, l'Insecte entomophage possède un taux de multiplication suffisamment élevé pour freiner la pullulation de son hôte, il provoquera des fluctuations numériques de l'Insecte phytophage beaucoup plus lentes et beaucoup moins accusées que si la « coïncidence » entre les deux antagonistes était parfaite.

Nous n'avons parlé jusqu'alors que des variations saisonnières des facteurs écologiques, mais il se produit aussi des variations annuelles très accusées, notamment des conditions climatiques. Celles-ci ont une influence relative d'autant plus grande sur la fluctuation des populations hôtes que, dans un tel milieu, les modifications de l'activité parasitaire ont tendance à être beaucoup plus lentes et souvent très atténuées. En agissant sur la fécondité, sur la mortalité des différents stades des Coléoptères, sur la coïncidence entre le stade réceptif de la Plante et la période de reproduction de l'Insecte phytophage, les facteurs abiotiques provoquent des variations annuelles irrégulières de la densité des hôtes et sont à l'origine de régressions de population souvent très accusées.

Indépendamment de cette action directe sur l'importance numérique des proies, les particularités climatiques annuelles modifient cons-

tamment la « coïncidence » entre le stade réceptif de l'Insecte phytophage et la période de reproduction de l'Insecte entomophage. Il existe donc une corrélation très imparfaite entre le nombre total d'hôtes, nombre qui varie d'ailleurs irrégulièrement, et le nombre d'hôtes susceptibles d'être rencontrés par le parasite.

Ainsi, il se produit très fréquemment (soit au cours des saisons, soit au cours des années) des augmentations fortuites du rapport numérique prédateurs-proies qui sont uniquement dues à une diminution du nombre des proies indépendante de toute action parasitaire. De telles conditions, déjà défavorables par elles-mêmes à un accroissement continu des Insectes entomophages, déclenchent une série de phénomènes qui tendent à rendre encore plus aléatoires les conditions de survivance des parasites. Comme ces derniers répartissent leurs œufs plus ou moins au hasard, il se produit obligatoirement une accentuation du multi- et du superparasitisme qui provoque la destruction d'une proportion d'autant plus élevée de la descendance que le nombre de proies diminue ; dans les cas les plus défavorables, la compétition parasitaire intraspécifique peut être telle que toutes les larves d'Hyménoptères finissent par s'entretuer (*D. morosus*). La raréfaction saisonnière des Coléoptères adultes est à l'origine d'une augmentation progressive du taux de parasitisme imaginal qui provoque à son tour une réduction encore plus sensible du nombre des hôtes et une augmentation spectaculaire de l'activité des hyperparasites.

De telles variations fortuites du rapport prédateurs-proies s'avèrent finalement très défavorables à l'établissement d'un équilibre numérique entre les Insectes phytophages et les Insectes entomophages : d'une part, ces variations ont généralement pour origine un manque de synchronisation particulièrement accentué entre la période de pullulation de l'hôte et celle du parasite et permettent donc à une partie importante des Coléoptères d'échapper à l'attaque des Hyménoptères ; d'autre part, ces modifications du milieu provoquent chez les Hyménoptères une compétition inter- ou intraspécifique dont la fréquence et l'intensité sont telles que tout accroissement sensible de la population parasitaire est rendu impossible.

Finalement, un milieu alternativement favorable et défavorable réduit beaucoup plus fortement l'activité parasitaire qu'un milieu à caractéristiques « moyennes » mais constantes. La variabilité du milieu s'avère par elle-même un facteur très important de limitation des pullulations d'Insectes entomophages. Les modifications des conditions climatiques et édaphiques jouent souvent un rôle très important car elles agissent sur tous les maillons de la chaîne alimentaire (végétal-Insecte phytophage-Ennemis naturels). Il n'est pas étonnant que les résultats les plus spectaculaires de lutte biologique aient été

obtenus dans les zones insulaires des régions tropicales et équatoriales.

Certaines espèces parasites peuvent échapper à l'action d'un « environnement » variable en raison de leur polyphagie, de leur aptitude de recherche très développée, de leur rapidité de développement ou d'une synchronisation très étroite de leur cycle biologique avec celui de leur hôte. L'existence de telles adaptations restreint considérablement le nombre des espèces entomophages susceptibles d'exercer un contrôle efficace de la pullulation des Insectes entomophages. Dans la biocénose parasitaire des Coléoptères inféodés aux Crucifères, une seule espèce semble posséder de tels caractères. La seule possibilité pratique d'augmenter sensiblement l'efficacité des autres Hyménoptères consisterait à atténuer les variations numériques saisonnières des hôtes en réalisant des cultures échelonnées.

IX. — RÉSUMÉ

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

1° Une série d'observations, effectuées de 1952 à 1956 sur diverses espèces de Coléoptères (*Chrysomelidae, Curculionidae, Nitidulidae*) inféodés aux Crucifères, a montré qu'il existe de nombreux ennemis naturels de ces Insectes. L'action des prédateurs est généralement sporadique et s'exerce aux dépens des stades immatures de quelques espèces phytophages. En revanche, tous les Coléoptères hébergent des parasites variés (Mycoses du genre *Beauveria*, Grégarines, Nématodes et surtout Hyménoptères *Ichneumonoidea*, *Chalcidoidea*, plus exceptionnellement *Serphoidea*). Les espèces entomophages les plus abondamment représentées et les plus actives appartiennent à la superfamille des *Ichneumonoidea*, sous-familles des *Diospilinae*, des *Euphorinae* et des *Ophioninae* (*Thersilochina*).

2° Les *Diospilinae* ainsi que les *Ophioninae* appartenant au genre *Aneuclis* ont, suivant les espèces, de 3 à 5 générations dans l'année ; ils effectuent généralement, au printemps et en fin d'été, des alternances d'hôtes. En revanche, les *Ophioninae* appartenant aux genres *Isurgus* et *Thersilochus* sont univoltins et strictement monophages ; aussitôt après leur mue imaginale, ils entrent en diapause à l'intérieur de leur cocon et cessent toute activité de l'été jusqu'à la fin de l'hiver ou au printemps suivant.

Les *Ophioninae* et les *Diospilinae* introduisent leurs œufs, à travers les tissus végétaux, à l'intérieur de la cavité générale des larves de Coléoptères. Celles-ci ont atteint un âge plus ou moins avancé à l'époque de la ponte mais, par suite de régulations physiologiques entre le développement de l'Insecte phytophage et celle de l'Insecte entomo-

phage, la première mue larvaire du parasite ne peut avoir lieu qu'au début du stade prénymphal de son hôte. La croissance des Hyménoptères qui se nourrissent presque exclusivement des éléments figurés du sang, sera plus ou moins bloquée jusqu'au moment où le déclenchement des phénomènes d'histolyse de leur hôte va provoquer un enrichissement considérable de l'hémolymphe en histoblastes.

3° Les *Euphorinae* (genre *Microctonus*) introduisent leurs œufs dans la cavité générale des adultes quel que soit l'état physiologique de ces derniers. Si les Coléoptères sont en diapause, les parasites subissent eux-mêmes un arrêt de développement à l'état de larves de premier âge ; la présence de l'Insecte entomophage dans le corps de l'hôte provoque généralement une reprise d'activité anticipée de l'Insecte phytophage. Ces Hyménoptères sont assez polyphages et certains caractères (époque, durée) de la diapause des diverses espèces hôtes peuvent modifier sensiblement leur cycle biologique. Ils s'alimentent, durant leur vie larvaire, exclusivement aux dépens des cellules de leur séreuse embryonnaire ; celles-ci s'hypertrophient, en effet, par suite d'une déviation du métabolisme de l'hôte dont elles provoquent la castration. Les larves d'*Euphorinae* sont fréquemment détruites par un parasite secondaire *Mesochorus phyllotretae* JOURD. (*Hym., Ichn.*).

4° Les particularités climatiques de l'année ne modifient pas le nombre de générations des Hyménoptères. En revanche, elles peuvent provoquer de grosses variations dans les dates de reprise d'activité printanière des parasites univoltins (*Thersilochus, Isurgus*). Au cours de la diapause imaginale de ces Insectes, on peut distinguer deux étapes successives qui sont contrôlées de façon différente par les facteurs thermiques. Les conditions les plus favorables à l'achèvement rapide de la première étape (phase d' « hibernation ») sont réalisées lorsque les adultes sont d'abord placés à une température de 10°C puis à une température moyenne ou basse (10° à 0°C) ; l'exposition prématurée à une haute température a tendance à renforcer l'état de diapause alors que son élimination est notablement accélérée par le passage à des températures de plus en plus élevées vers la fin de la phase d' « hibernation ». L'étape suivante, appelée phase de « réactivation », a les caractéristiques thermiques d'une croissance.

Le sens et les limites de variation des conditions climatiques automnales sont très favorables à l'achèvement rapide de la phase d' « hibernation » qui se termine chaque année sensiblement à la même date. Par contre, la durée de la phase de « réactivation », liée à une somme de degrés-jours, est profondément influencée par les particularités thermiques hivernales et printanières qui déterminent finalement la date d'apparition de ces Hyménoptères.

5° Les *Thersilochina*, à cycle univoltin, ne s'alimentent pratique-

ment pas en période d'activité imaginale et la maturation sexuelle s'effectue principalement avant leur éclosion, aux dépens des réserves adipeuses. En effet, chez ces Insectes, l'état de diapause ne correspond pas obligatoirement à un arrêt de développement des gonades : l'élevage à des températures élevées provoque rapidement une désorganisation de la croissance ovocytaire ; le séjour à des températures basses (5°C et 10°C) permet, au contraire, un développement de plus en plus rapide des cellules reproductrices. Les espèces qui reprennent leur activité à la fin de l'hiver possèdent, dès leur éclosion, plusieurs centaines d'œufs mûrs dans les oviductes et, malgré l'existence de conditions climatiques souvent défavorables, peuvent faire preuve d'une très forte activité parasitaire. La maturation sexuelle des Hyménoptères polyvoltins s'effectue après l'éclosion des adultes et nécessite, notamment chez les *Diospilinae*, une alimentation aux dépens des inflorescences de Crucifères.

6° Il se produit très souvent une agrégation des hémocytes de l'hôte autour des œufs ou des larves de *Thersilochina*. Ces réactions d'enkystement semblent rarement contribuer à la destruction des parasites mais traduisent plutôt une mauvaise adaptation de ces derniers. Elles sont particulièrement violentes autour des larves surnuméraires qui présentent dès leur éclosion des caractères morbides et sont de toute façon appelées à disparaître.

7° Les Hyménoptères ont des mœurs monoparasitaires ; cependant, comme ils répartissent leurs œufs plus ou moins au hasard, il arrive que plusieurs parasites appartenant à une même espèce (superparasitisme) ou à des espèces différentes (multiparasitisme) soient en compétition à l'intérieur de la cavité générale d'un seul hôte. En règle générale, la première larve qui éclot provoque l'arrêt de développement et la mort par inanition des individus surnuméraires. Les espèces entomophages qui pondent précocement et dont le développement embryonnaire est relativement rapide ont donc de fortes chances d'éliminer les espèces concurrentes. Mais il arrive parfois, notamment lorsque le taux de superparasitisme est particulièrement élevé, que les larves tardivement écloses fassent preuve de cannibalisme ; dans ce cas tous les parasites peuvent être détruits.

8° La pullulation des Hyménoptères est rarement limitée par un épuisement des ressources naturelles. Les Insectes entomophages (*Diospilinae*, *Euphorinae*) qui pondent dans les larves de Coléoptères éprouvent parfois de grosses difficultés pour déceler et parasiter leurs hôtes localisés très profondément à l'intérieur des tissus végétaux. Les Insectes phytophages, au stade adulte, échappent très souvent à l'attaque des *Euphorinae*, soit en effectuant des sauts, soit en se laissant tomber au sol. Dans les conditions naturelles, de multiples facteurs écologiques modifient

perpétuellement et indépendamment la répartition chronologique et spatiale des Insectes entomophages et des Insectes phytophages. Les parasites ne peuvent bien souvent rencontrer qu'une fraction très limitée des hôtes disponibles, fraction qui est d'ailleurs essentiellement variable dans le temps et dans l'espace. Indépendamment de toute action parasitaire, il se produit très fréquemment une raréfaction plus ou moins brutale des Coléoptères qui provoque une compétition inter- ou intraspécifique intense chez les Hyménoptères.

9° Les Insectes phytophages ont un cycle univoltin caractérisé par une très longue diapause imaginale ; les adultes reprennent brusquement leur activité, soit au printemps, soit à l'automne ; leur longévité est assez courte et la plupart des Insectes parfaits de première génération sont morts au moment de l'éclosion des Insectes parfaits de deuxième génération. Cette raréfaction saisonnière extrêmement brutale des Coléoptères provoque une augmentation progressive de la compétition intraspécifique chez les larves de parasites imaginaux (*Euphorinae*), un accroissement spectaculaire de l'activité des hyperparasites (*Mesochorus* sp.) et une diminution encore plus rapide et plus accusée du nombre d'hôtes par suite de la mortalité parasitaire. Les Insectes entomophages sont alors très peu nombreux et ne peuvent parasiter qu'une fraction extrêmement réduite des Coléoptères de deuxième génération. Ces derniers restent en diapause jusqu'au printemps suivant ; cet état physiologique de l'hôte provoque un arrêt de développement du parasite qui ne peut donc se multiplier avant la période de raréfaction saisonnière des Insectes phytophages.

10° Nous venons de voir que la période de reproduction des Coléoptères n'excède pas quelques mois par an ; suivant les espèces, elle se situe soit au printemps, soit à l'automne. La plupart des Hyménoptères polyvoltins parasites des larves (*Diospilinae*) sont obligés d'effectuer des alternances saisonnières d'hôtes. Or, l'hôte printanier et l'hôte hivernal ne se développent pas toujours sur la même espèce végétale ; certaines plantes offrent une protection si efficace aux larves mineuses de Coléoptères que les Insectes entomophages ne peuvent les déceler ou les parasiter ; ainsi, la culture exclusive de telle ou telle Crucifère peut provoquer la disparition de ces Hyménoptères.

Quelle que soit la nature du peuplement végétal, il se produit obligatoirement, en période estivale, une raréfaction saisonnière extrêmement accusée des hôtes. Celle-ci provoque, presque toujours, l'apparition d'une compétition inter- ou intraspécifique intense chez les *Diospilinae*, compétition qui peut aboutir à la destruction de presque toutes les larves de parasites. En automne, les Insectes entomophages sont donc très peu nombreux ; ils parviennent au terme de leur développement au moment où les premières larves de l'hôte d'hibernation commencent à peine à éclore.

Le taux de parasitisme est alors relativement faible. Ensuite les conditions climatiques s'opposent à la multiplication des Hyménoptères jusqu'au printemps suivant. Souvent, à cette saison, la synchronisation entre la sortie des parasites adultes et l'apparition des hôtes au stade réceptif est très imparfaite.

A ce manque de « coïncidence » chronologique (THALENHORST, 1950), s'ajoute un manque de « coïncidence spatiale ». Au printemps, les *Diospilinae* concentrent leur activité sur une partie souvent réduite du peuplement de Crucifères, en l'occurrence les zones à forte densité florale. Dans ces niches écologiques, il apparaît très rapidement des phénomènes de multi- et de superparasitisme alors qu'ailleurs une partie importante des Insectes phytophages n'est pas parasitée. En été, la raréfaction des Coléoptères coïncide avec la fin du cycle végétatif des Crucifères oléagineuses. Les Insectes phytophages se trouvent uniquement sur les plantes adventices dont la dispersion est souvent très grande et les *Diospilinae* ont alors très peu de chances de déceler les hôtes au stade réceptif.

11° Toute modification des facteurs du milieu (climat, peuplement végétal) permettant d'atténuer les variations saisonnières d'abondance et de répartition des Insectes phytophages provoquera une élévation notable de l'activité de ces Hyménoptères polyvoltins (*Diospilinae*, *Euphorinae*). Mais, même dans les conditions écologiques les plus favorables, il se produit saisonnièrement une diminution si accusée du nombre des parasites que ceux-ci ne peuvent ensuite détruire qu'une fraction relativement limitée des hôtes disponibles.

12° Les Hyménoptères univoltins (*Ophioninae*) qui parasitent les larves de Coléoptères échappent à ces variations saisonnières du milieu. Leur diapause imaginale, indépendante de celle de leur hôte, ne présente pas les mêmes caractères écologiques : elle se produit à une époque différente ; elle n'a pas la même durée et n'est pas contrôlée de la même manière par les facteurs thermiques. De plus, la plupart des espèces phytophages déposent leurs œufs dans un organe déterminé du végétal ; en conséquence la période d'apparition des larves de Coléoptères peut être sensiblement décalée selon le cycle végétatif de la Plante. La « coïncidence » entre le parasite et l'hôte est généralement très imparfaite et peut varier en fonction des particularités climatiques annuelles et de la nature du peuplement végétal.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ACQUA (C.). — La sospensione mediante il fredo dell' attivita embrionale del seme bachi. *Boll. Staz. Gelsicolt. Ascoli-Piceno*, **3**, 59-67, 1924.

ALLEE (W. C.), EMERSON (A. E.), PARK (O.), PARK (T.) et SCHMIDT (K. P.). — Principles of animal ecology. W. B. Saunders Co., Philadelphie, 1949.

ANDREWARTHA (H. G.). — Diapause in the egg of *Austroicetes cruciata* SAUSS. (*Acrididae*) with particular reference to the influence of temperature on the elimination of diapause. *Bull. Ent. Res.*, **34**, 1-17, 1943.

ANDREWARTHA (H. G.). — The influence of temperature on the elimination of diapause from the eggs of the race of *Austroicetes cruciata* SAUSS. occuring in West Australia. *Austr. J. Exp. Biol. Med. Sc.*, **22**, 17-20, 1944.

ANDREWARTHA (H. G.) et BIRCH (L. C.). — The distribution and abundance of animals. Univ. Chicago Press, Chicago, Illinois, 782 p., 1954.

AUBERT (J. F.) et JOURDHEUIL (P.). — Nouvelle description et biologie de quelques Ichneumonides appartenant aux genres *Aneuclis* FÖRST., *Isurgus* FÖRST. et *Thersilochus* HOLM. *Rev. Path. Veg. Ent. Agr.*, **38**, 175-193, 1959.

BACHMAIER (F.). — Beitrag zur Terminologie der Lebensweise der entomophagen Parasiten-Larven. *Beitr. z. Ent.*, **8**, 1-8, 1958.

BALDUF (W. V.). — The bionomics of *Dinocampus coccinellae* SCHRANK. *Ent. Soc. Amer. Ann.*, **19**, 463-498, 1926.

BARNES (H. F.). — Studies of fluctuations in insect populations. X. Prolonged larval life and delayed subsequent emergence of the adult gall-midge. *J. Anim. Ecol.*, **12**, 137-138, 1943.

BARNES (H. F.). — Studies of fluctuations in insect populations. XII. Further evidence of prolonged larval life in wheat blossom midge. *Ann. Appl. Biol.*, **39**, 370-373, 1952.

BEAUREGARD (H.). — Note sur la spermatogenèse chez la Cantharide. *C. R. Soc. Biol.*, **8** (4), 1888.

BILIOTTI (E.). — Biologie de *Phryxe caudata* RONDANI (Dipt. *Larvaevoridae*) parasite de la Chenille processionnaire du Pin (*Thaumetopoea pityocampa* SCHIFF.). *Rev. Path. Veg. Ent. Agric.*, **35**, 50-65, 1956.

BILIOTTI (E.). — Réaction de l'hôte au parasitisme par les larves de Tachinaires. *C. R. Ac. Sci.* Paris, **247**, 1241-1243, 1958.

BISCHOFF (H.). — Biologie der Hymenopteren. Julius Springer, Berlin, 538 p., 1927.

BLUNCK (H.). — Zur Kenntnis der Lebensgewohnheiten und der Metamorphose getreidebewohnender Halticinen. *Z. Ang. Ent.*, **19**, 357-394, 1932.

BLUNCK (H.). — Zur Kenntnis der Hyperparasiten von *Pieris brassicae* L. 1 Beitrag : *Mesochorus pectoralis* RATZ. *Z. Ang. Ent.*, **30**, 418-491, 1944.

BODINE (J. H.). — Effect of temperature on the rate of embryonic development of certain *Orthoptera*. *J. Exp. Zool.*, **42**, 91-109, 1925.

BOESE (G.). — Der Einfluss tierischer Parasiten auf den Organismus der Insekten. *Z. f. Parasitenkunde*, **8**, 243-284, 1935.

BONNEMAISON (L.). — Arrêts de développement et diapauses. *Ann. Epiph.*, **11**, 19-56, 1945.

BONNEMAISON (L.). — Méthodes de lutte à appliquer contre le Charançon des siliques (*Ceuthorrhynchus assimilis* PAYK.). *C. R. Ac. Agric. Fr.*, **38**, 759-764, 1952.

BONNEMAISON (L.). — Le Charançon des siliques (*Ceuthorrhynchus assimilis* PAYK.). Biologie et méthodes de lutte. *Ann. I. N. R. A., ser. C.*, **8**, 387-543, 1957.

BONNEMAISON (L.) et JOURDHEUIL (P.). — L'Altise d'hiver du Colza (*Psylliodes chrysocephala* L.). *Ann. I. N. R. A., ser. C.*, **5**, 345-524, 1954.

BONNEMAISON (L.) et JOURDHEUIL (P.). — Influence de quelques facteurs écologiques sur la ponte d'une Altise (*Psylliodes chrysocephala* L.). *C. R. Ac. Sci.*, Paris, **239**, 1006-1007, 1954.

BÖRNER (C.) et BLUNCK (H.). — Zur Lebensgeschichte des Rapsglanskäfers. *Mitt. Biol. Reichsanst. f. Land- u. Forstw.*, **18**, 91-109, 1920.

BÖRNER (C.) et BLUNCK (H.). — Beitrag zur Kenntnis der Kohl- und Rapserdflöhe. *Mitt. Biol. Reichsanst. f. Land- u. Forstw.*, **18**, 109-119, 1920.

Börner (C.), Blunck (H.) et Speyer (W.). — Beiträge zur Kenntnis von Massenwechsel (Gradation) schädlicher Insekten. *Arb. Biol. Reichsanst. f. Land- u. Forstw.*, **10**, 405-464, 1921.

Börner (C.), Blunck (H.) et Speyer (W.). — Wirtswechsel der Schlupfwespe *Diospilus capito* zwischen den Larven von Rapsglanzkäfer und Kohlblattrüssler (*C. Rübsaameni*). *Z. Pfl. Kr.*, **52**, 107-113, 1942.

Bradley (W. G.) et Arbuthnot (K. D.). — The relationship of host to development of the braconid parasite *Chelonus annulipes* Wesm. *Ent. Soc. Amer. Ann.*, **31**, 359-365, 1938.

Brischke (C. G. A.). — *Schr. Nat. Ges. Danzig.*, N. F. IV : 193, 1880.

Browning (T. O.). — The influence of temperature on the completion of diapause in the egg of *Gryllulus commodus* Walker. *Austr. J. Scient. Res.*, B, **5**, 112-127, 1952.

Bryden (J. W.) et Bishop (M. W. H.). — *Perilitus coccinellae* Schrank (*Hym. Braconidae*) in Cambridgeshire. *Ent. Month. Mag.*, **81**, 51-52, 1945.

Bühl (C.). — Der grosse Kohltriebrüssler (*Ceuthorrhynchus napi* Gyll.) ein bisher in glückstadter Gemüsebaugebiet unbekannter Schädling. *Z. Pfl. Kr.*, **59**, 326-334, 1952.

Chapman (R. N.). — Animal ecology with special reference to Insects. Mc Graw Hill, New York, 46q p. 1931.

Chittenden (F. H.) et Marsh (H. O.). — The western Cabbage Flea-Beetle. *U. S. D. A., Bull.* 902, 21 p., 1920.

Clausen (C. P.). — Entomophagous insects. Mc Graw Hill, New York, 688 p., 1940.

Cobb (N. A.). — *Howardula benigna*, a new parasite of the Cucumber-Beetle. *Science*, **59**, 667-670, 1921.

Cole (C.). — Population fluctuations. *Proc. 10e Int. Cong. Ent. Montréal*, **2** : 639-647, 1956.

Cousin (G.). — Étude expérimentale de la diapause des Insectes. *Bull. Biol. France et Belgique*, Suppl. **15**, 341 p., 1932.

Cousin (G.). — Étude biologique d'un Chalcidien *Mormoniella vitripennis* Walk. *Bull. Biol. France et Belgique*, **67**, 371-400, 1933.

Cox (J. A.). — *Ascogaster carpocapsae* Vierick, an important larval parasite of the Codling Moth and Oriental Fruit Moth. *N. Y. State Agric. Exp. Sta., Techn. Bull.*, **188**, 26 p., 1932.

Cuenot (L.). — Études physiologiques sur les Orthoptères. *Arch. Biol.*, **14**, 293-341, 1896.

Cuenot (L.). — L'évolution biologique. Masson, Paris, 1951.

Cushman (R. A.). — Biological notes on a few rare or little known parasite *Hymenoptera. Proc. Ent. Soc. Washington*, **15**, 153-155, 1913.

Cushman (R. A.). — *Thersilochus conotracheli*, a parasite of the Plum Curculio. *J. Agric. Res.*, **6**, 847-854, 1916.

Cushman (R. A.). — Location of individual hosts versus systematic relation of host species as a determining factor in parasitic attack. *Proc. Ent. Soc. Washington*, **28**, 5-6, 1926.

Cushman (R. A.). — Some types of parasitism among the *Ichneumonidae*. *Proc. Ent. Soc. Washington*, **28**, 29-44, 1926.

Dalla Torre (C. G. de). — *Catalogus Hymenopterorum Lipsiae*, vol. IV : *Braconidae*, p. 73-74, 1898.

Danilyewsky (A. S.). — The dependance of the geographical distribution of insects on the ecological peculiarities of their life cycles (en russe). *Ent. Oboz.*, **30**, 194, 1949.

Davis (A. C.). — A note on the parasitism of *Hippodomia*. *Pan. Pacif. Ent.*, **4**, 184, 1928.

De Bach (P.). — Population studies of the long-tailed mealybug and its natural

enemies on citrus trees in southern California. *Ecology*, **30**, 14-25, 1949.

De Bach (P.) et Smith (H. S.). — Effects of parasite population density on the rate of change of host and parasite populations. *Ecology*, **28**, 290-298, 1947.

De Gaulle (J.). — Catalogue systématique et biologique des Hyménoptères de France. Paul Klincksieck, Paris, 171 p., 1908.

Dmitriev (G. V.). — Results obtained in studying *Psylliodes attenuata* Koch. under conditions prevailing in the Right Bank area of the Kuybyshev district (en russe). *Plant Prot.*, **5**, 91-106, 1935.

Dobson (R. M.). — A note on the relative abundance of Flea-Beetles (*Phyllotreta* Steph. and *Psylliodes* Berthold) on different Cruciferous crops. *J. Hort. Sci.*, **31**, 291-294, 1956.

Dosse (G.). — Der grosse Kohltriebrüssler (*C. napi* Gyll.). Biologie, Schadauftreten und Bekämpfung unter Berücksichtigung der Gallbildung an Kohlpflanzen. *Z. Ang. Ent.*, **32**, 489-566, 1951.

Doucette (C. F.). — Host plants of the Cabbage Seedpod Weevil. *J. Ec. Ent.*, **40**, 838-840, 1947.

Doucette (C. F.). — Field parasitization and larval mortality of the Cabbage Seedpod Weevil. *J. Ec. Ent.*, **41**, 763-765, 1948.

Dowden (P. B.). — *Brachymeria intermedia* Nees, a primary parasite and *B. compsilurae* CWFD, a secondary parasite of the Gipsy Moth. *J. Agric. Res.*, **50**, 495-523, 1935.

Dozier (H. L.), Williams (L. L.) et Butler (H. G.). — Life history and habits of the Plum Curculio in Delaware. *Bull. Delaware Agric. Exp. Sta.*, **175**, 43 p., 1932.

Duclaux (E.). — De l'influence du froid de l'hiver sur le développement du Ver à soie et sur l'éclosion de la graine. *C. R. Ac. Sci.*, Paris, **69**, 1021-1022, 1869.

Duclaux (E.). — De l'action physiologique qu'exercent sur les graines de Ver à soie, des températures inférieures à zéro. *C. R. Ac. Sci.*, Paris, **83**, 1049-1051, 1876.

Elliot (E. A.) et Morley (C.). — On the Hymenopterous parasites of Coleoptera. *Trans. Ent. Soc. London*, 7-75, 1907-1908.

Fahringer (J.). — Beiträge zur Kenntnis der Lebensweise einiger Schmarotzerwespen unter besonderer Berücksichtigung ihrer Bedeutung für biologische Bekämpfung von Schädlingen. *Z. Ang. Ent.*, **8**, 325-388, 1922.

Falcoz (L.). — Observations biologiques sur divers Insectes des environs de Vienne en Dauphiné. *Bull. Soc. Ent. Fr.*, 221-224, 1924.

Faure (J. C.). — Observations sur les *Baris* et leurs parasites. *Ann. Epiph.*, **9**, 109-120, 1923.

Faure (J. C.). — Observations biologiques sur *Bracon glaphyrus* Marsh. *Rev. Path. Veg. Ent. Agric.*, **11**, 70-72, 1924.

Faure (J. C.). — Contribution à l'étude d'un complexe biologique : La Piéride du Chou (*Pieris brassicae* L.) et ses parasites Hyménoptères. *Thèse Fac. Sci. Univ. Lyon*, 221 p., 1926.

Feytaud (J.). — Les Curculionides de la Vigne. *Rev. Vitic.*, Paris, **48**, 5-10, 1918.

Finney (G. L.), Flanders (S. E.) et Smith (H. S.). — Mass culture of *Macrocentrus ancylivorus* and its host the potato tuber Moth. *Hilgardia*, **17** ; 437-483, 1947.

Fiske (W. F.). — Superparasitism : an important factor in the natural control of insects. *J. Ec. Ent.*, **3**, 88-97, 1908.

Findlayson (L. H.). — Host preferences of *Cephalonomia waterstoni* Gahan, a Bethylid parasitoïd of *Laemophloeus* species. *Behaviour*, **2**, 275-316, 1950.

FLANDERS (S. E.). — Mass production of egg parasites of the genus *Trichogramma*. *Hilgardia*, **4**, 465-501, 1930.
FLANDERS (S. E.). — Environmental resistance to the establishment of parasitic *Hymenoptera*. *Ent. Soc. Amer. Ann.*, **33**, 245-253, 1940.
FLANDERS (S. E.). — Oosorption and ovulation in relation to oviposition in the parasitic *Hymenoptera*. *Ent. Soc. Amer. Ann.*, **35**, 251-266, 1942.
FLANDERS (S. E.). — Diapause in the parasitic *Hymenoptera*. *J. Ec. Ent.*, **37**, 408-411, 1944.
FLANDERS (S. E.). — Regulation of ovulation and egg disposal in the parasitic *Hymenoptera*. *Canad. Ent.*, **82**, 134-140, 1950.
FRAPPA (C.). — Sur l'acclimatation d'*Anaphoidea nitens* GIR., parasite du Charançon de l'Eucalyptus à Madagascar. *Rev. Path. Veg. Ent. Agric.*, **29**, 183-189, 1950.
FRIEDERICHS (K.). — Untersuchungen über Rapsglanzkäfer in Mecklemburg. *Z. Ang. Ent.*, **7**, 1-36, 1920.
FRITZSCHE (R.). — *Phaonia trimaculata* BOUCHÉ als Parasit des grossen Kohltriebrüsslers *C. napi* GYLL. und des gefleckten Kohltriebrüsslers *C. quadridens* PANZ. *Nachrichtenbl. Deutsch. Pflanzenschutzd.* (Berlin), **9**, 35-36, 1955.
FRITZSCHE (R.). — Zur Morphologie von *Meligethes aeneus* FABR., *M. viridescens* FABR., *M. coracinus* STURM. und *M. picipes* STURM. (*Coleoptera, Nitidulidae*). *Beitr. z. Ent.*, **5**, 309-333, 1955.
FRITZSCHE (R.). — Beeinflussung der Populationsdichte verschiedener *Meligethes*-Arten von gleichen Wirtspflanzen durch Parasiten. *Bericht über die Hundertj. Deutsch. Ent. Ges. Berlin*, 1956.
FRITZSCHE (R.). — Zur Biologie und Okologie der Rapsschädlinge aus der Gattung *Meligethes*. *Z. Ang. Ent.*, **40**, 228-280, 1957.
GAHAN (A. B.). — The serphoid and chalcidoid parasites of the Hessian Fly. *U. S. D. A., Misc. Publ.*, **174**, 1933.
GILMORE (J. V.). — Notes on the *Apanteles congregatus* SAY, as a parasite of Tobacco Hornworms. *J. Ec. Ent.*, **31**, 712-715, 1938.
GLASER (R. W.), MC COY (E. E.) et GIRTH (H. B.). — The biology and economic importance of a nematode parasitic in insects. *J. Parasitol.*, **26**, 479-495, 1940.
GLEN (R.). — Factors that affect insect abundance. *J. Ec. Ent.*, **47**, 398-405, 1954.
GODAN (D.). — Der Einfluss der Witterung auf den Massenwechsel des Rapserdflohs (*Psylliodes chrysocephala* L.). *Nachrichtenbl. Deutsch. Pflanzenschutzd.* (Berlin), **1**, 101-104, 1947.
GODAN (D.). — Die Feststellung des Rapserdflohlarven-Befalls bei Raps- und Rübsenpflanzen. *Z. Pflanzenbau u. Pflanzenschutz*, **4**, 189-190, 1950.
GODAN (D.). — Parasitierung von Rapserdflohlarven. *Anz. Schädlingskunde*, **24**, 81-84, 1951.
GRASSÉ (P. P.). — Parasites et parasitisme. A. Colin, Paris, 224 p., 1935.
GRISON (P.) et CHEVALIER (M.). — Le déterminisme de la ponte chez l'Anthonome du poirier. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **72**, 145-151, 1947.
GUNTHART (E.). — Beiträge zur Lebensweise und Bekämpfung von *Ceuthorrhynchus quadridens* PANZ. und *C. napi* GYLL. mit Beobachtungen an weiteren Kohl- und Rapsschädlingen. *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.*, **22**, 443-591, 1949.
HEIKERTINGER (F.). — Resultäte fünfzehnjährigen Untersuchungen über die Nahrungspflanzen einheimischer Halticinen. *Ent. Blätter*, **20**, 214-224, 1924 ; **21**, 10-19, 81-92, 119-131, 155-163, 1925 ; **22** ; 1-9, 49-62, 1926.
HOFFMANN (A.). — Contribution à l'étude de *Ceuthorrhynchus assimilis* PAYK. *Rev. Path. Veg. Ent. Agric.*, **30**, 228-252, 1951.

HOFFMANN (A.). — Coléoptères Curculionides (2e partie). *Faune de France*, **59**, 487-1208, Lechevalier, Paris, 1954.
HOWARD (L. O.). — A study in insect parasitism. *U. S. Bur. Ent., Techn. Ser.*, **5**, 57 p., 1897.
HOWARD (L. O.). — Insects parasites of insects. *Proc. Ent. Soc. Washington*, **26**, 27-46, 1924,
ISAAC (P. V.). — The Turnip Gall Weevil. *J. Minist. Agr., London*, **28**, 1130-1132, 1922.
IMMS (A. D.). — Recent Advances in Entomology. Churchill, Londres, 374 p., 1931.
JACKSON (D. J.). — Bionomics of Weevils of the genus *Sitona* injurious to leguminous crops in Britain. *Ann. Appl. Biol.*, **9**, 83-115, 1922.
JACKSON (D. J.). — Insect parasites of the Pea Weevil. *Nature*, **113**, 353-354, 1924.
JACKSON (D. J.). — The biology of *Dinocampus* (*Perilitus*) *rutilus* NEES, a Braconid parasite of *Sitona lineata* L. *Proc. Zool. Soc., London*, pt 2, 597-630, 1928.
JACKSON (D. J.). — Giant cells in insects parasited by Hymenopterous larvae. *Nature*, **135**, 1040-1041, 1935.
JOLY (P.). — La fonction ovarienne et son contrôle humoral chez les Dytiscides. *Arch. Zool. Exp. et Gener.*, **84**, 50-164, 1945.
JONES (E. P.). — The egg parasites of the cotton Bollworm *Heliothis armigera* Hbn. (*obsoleta* FABR.) in Southern Rhodesia. *Brit. S. Afr. Co. Mazoe Citrus Exp. Sta. Pub.*, **6**, 41-105, 1937.
JOURDHEUIL (P.). — Croissance ovocytaire au cours de la diapause imaginale de *Thersilochus longicornis* THOMS. (*Hymenoptera, Ichneumonidae*). *C. R. Ac. Sci.*, Paris, **240**, 2174-2175, 1955.
JOURDHEUIL (P.). — Le Charançon des tiges du Colza. *La Défense des Végétaux*, 3-14, 1955.
JOURDHEUIL (P.). — Observations sur les ennemis naturels des Coléoptères vivant sur les Crucifères oléagineuses. *C. R. Ac. Agric. Fr.*, **43**, 593-596, 1957.
JOURDHEUIL (P.). — Description d'un *Ichneumonidae* (*Mesochorini*) parasite secondaire de diverses espèces de *Phyllotreta*. *Bull. Soc. Ent. Fr.*, **62**, 41-45, 1957.
JOURDHEUIL (P.). — Réactions thermiques multiples au cours de la diapause de *Thersilochus longicornis* THOMS. (*Hymenoptera, Ichneumonidae*). *C. R. Ac. Sci.*, Paris, **246**, 1602-1605, 1958.
JOURDHEUIL (P.). — Influence des conditions thermiques subies au cours de la diapause sur la fonction ovarienne de *Thersilochus longicornis* THOMS. (*Hymenoptera, Ichneumonidae*). *C. R. Ac. Sci.*, Paris, **246**, 1750-53, 1958.
JOURDHEUIL (P.) et BONNEMAISON (L.). — Voir ce dernier auteur.
KAUFMANN (O.). — Beobachtungen und Versuche zur Frage der Uberwinterung und Parasitierung von Olfruchtschädlingen aus den Gattungen *Meligethes, Phyllotreta, Psylliodes und Ceuthorrhynchus*. *Arb. Biol. Reichsanst. f. Land- u. Forstw.*, **12**, 109-169, 1923.
KAUFMANN (O.). — Neue Gedanken und Erkenntnisse über den Rapserdfloh (*Psylliodes chrysocephala* L.). *Nachrichtenbl. Deutsch. Pflanzenschutzd.* (Berlin), **20**, 1-3, 1940.
KAUFMANN (O.). — Zur Biologie des Rapserdflohs (*Psylliodes chrysocephala* L.). *Z. Pflz. Kr.*, **51**, 305-324, 1941.
KAZDA (V.). — Uber die wirtschaftliche Bedeutung des geflekten Kohltriebrüsslers (*C. quadridens* PANZ.) und seine Lebensweise in Mittelböhmen. (en tchèque). *Zool. Ent. Listy*, **2**, 231-240, 1953.
KAZDA (V.). — Die, in der Tschechoslowakei den Kohl- und Rapspflanzen

schädlichen Rüsselkäfer unter besonderer Berücksichtigung des *Ceuthorrhynchus napi* Gyll. *Medd. Landbouwhogeschool Opzoekingsstat. Gent*, **21**, 411-420, 1956.

Klomp (H.). — On the synchronisation of the generations of the Tachinid *Carcelia obesa* Zett. (*rutila* B. B.) and its host, *Bupalus piniarius* L. *Z. Ang. Ent.*, **42**, 210-217, 1958.

Kunkel d'Herculais (J.) et Langlois (C.). — Mœurs et métamorphoses de *Perilitus brevicollis* Haliday, Hyménoptère Braconide parasite de l'Altise de la vigne en Algérie. *Ann. Soc. Ent. Fr.*, **60**, 457-466, 1891.

Kuwana (Z.). — Temperature effect as a factor of pupation of *Anthrenus verbasci* (*Coleoptera, Dermestidae*). *J. Seric. Sc. Japan*, **20**, 202, 1951.

Labeyrie (V.). — Régulation du cycle chez *Microgaster globatus* Nees. (Hyménoptère, *Braconidae*). *C. R. Ac. Sci.*, **246**, 2179-2181, 1958.

Le Berre (J.-R.). — Action de la température initiale d'incubation sur le développement embryonnaire du Criquet migrateur des Landes. *C. R. Ac. Sci.*, Paris, **232**, 1870-1872, 1951.

Le Berre (J.-R.). — Contribution à l'étude biologique du Criquet Migrateur des Landes (*Locusta migratoria gallica* Remaudière). *Bull. Biol. France Belgique*, **87**, 227-273, 1953.

Le Berre (J.-R.). — Caractères biologiques des *Locusta* de la faune de France et étude d'un exemple de diapause embryonnaire. *Ann. I. N. R. A.*, n° spécial, 160 p., 1959.

Lees (A. D.). — The physiology of diapause in Arthropods. Cambridge Univ. Press, 151 p., 1955.

Lotka (A. J.). — Elements of physical biology. Williams et Perkins, Baltimore, 1925.

Mac Colloch (J. W.). — Notes on false wireworms with special reference to *Eleodes tricostata* Say. *J. Ec. Ent.*, **11**, 212-222, 1918.

Marchal (P.). — Recherches sur la biologie et le développement des Hyménoptères parasites. Les Trichogrammes. *Ann. Epiph.*, **2**, 447-567, 1936.

Marshall (T. A.). — Species des Hyménoptères d'Europe et d'Algérie. Les Braconides par André, **4**, 1888 ; **5** (1), 1891 ; **5** (2), 1897.

Matthee (J. J.). — The structure and physiology of the egg of *Locusta pardalina* Walk. *Bull. Dep. Agr. South Af.*, **316**, 83 p., 1951.

Mesnil (L.) et Aguilar (J. d'). — Parasitisme de *Macquartia grisea* (Dipt., *Larvaevoridae*) sur le Doryphore. *Bull. Soc. Ent. Fr.*, **50**, 32, 1945.

Meuche (A.). — Untersuchungen am Rapserdfloh (*P. chrysocephala* L.) in Ostholstein. *Z. Ang. Ent.*, **27**, 464-495, 1940.

Meuche (A.). — Auswinterungsschäden an Olfrüchten im Winter 1938-39. *Z. Pflz. Kr.*, **50**, 177-188, 1940.

Meuche (A.). — Zur Okologie und Bekämpfung des grossen Rapsstengelrüsslers. *Z. Pflz. Kr.*, **52**, 1-29, 1942.

Meyer (N. F.). — Biologie von *Angitia fenestralis* Holmgr. (*Hym. Ichn.*), des Parasiten von *Plutella maculipennis* Curt. und einige Worte über Immunität der Insekten. *Z. Ang. Ent.*, **12**, 139-152, 1926.

Miles (H. W.). — The agricultural Entomology of the Holland division of Lincolnshire. *Lincolnsh. Nat. Union Trans.*, 129-148, 1927.

Milne (A.). — The natural control of insect populations. *Canad. Ent.*, **89**, 193-213, 1957.

Muldrew (J. A.). — The natural immunity of the Larch Sawfly (*Pristiphora erichsonii* Htg.) to the introduced parasite *Mesoleius tenthredinis* Morley in Manitoba and Saskatchewan. *Can. J. Zool.*, **31**, 313-332, 1953.

Muller (H. J.). — Weitere Beiträge zur Biologie des Rapsglanzkäfers *Meligethes aeneus*. *Z. Pflz. Kr.*, **51**, 528-595, 1941.

MUNRO (J. A.), LERAAS (M. A.) et NOSTDAHL (W. D.). — Biology and control of the Sweet Clover Weevil. *J. Ec. Ent.*, **42**, 318-321, 1949.
MUROGOA (H.). — On the consumption coefficient of inhibitory substance in Silkworm eggs. *J. Seric. Sc. Japan*, **20**, 92, 1951.
NAGASAWA (S.). — Studies on the life history and bionomics of the flea-beetle parasite *Microctonus vittatae* MUES. II. On the identification of the species, its geographical distribution and host species. *Mushi*, **15**, 103-107, 1943.
NEWTON (H. C. F.). — Notes on some parasites reared from flea-beetles of the genus *Phyllotreta* (*Chrysomelidae*). *Ent. Month. Mag.*, **67**, 82-84, 1931.
NEWTON (H. C. F.). — Observations on the biology of some flea-beetles of economic importance. *J. South Eastern Agr. College*, **26**, 145-162, 1929.
NICHOLSON (A. J.). — The balance of animal populations. *J. An. Ecol.*, **2**, 132-178, 1935.
NICHOLSON (A. J.). — An outline of the dynamics of animal populations. *Aust. J. Zool.*, **2**, 9-65, 1954.
NICHOLSON (A. J.) et BAILEY (V. A.). — The balance of animal populations. *Proc. Zool. Soc. London*, pt I, 551-598, 1935.
NOLTE (H. W.) et FRITZSCHE (R.). — Untersuchungen über das Vorkommen verschiedener *Meligethes* Arten auf Raps. *Beitr. z. Ent.*, **2**, 434-448, 1952.
OBERSTEIN (—). — Uber das Auftreten von *Thersilochus morionellus* HOLMGR. als natürlicher Feind des Rapsglanzkäfers (*M. aeneus* F.) in Schlesien. *Zentralbl. Bakteriologie*, **2** (49), 91, 1919.
OGLOBLIN (A. A.). — Contribution à la biologie des *Coccinellidae* (en russe). *Ent. Oboz.*, **13**, 27-43, 1913.
OGLOBLIN (A.A.). — Le rôle du blastoderme extra-embryonnaire du *Dinocampus terminalis* NEES pendant l'état larvaire. *Csck. Spolec. Ent. Casopis*, **3**, 27 p., 1924.
OLDHAM (J. N.). — On *Howardula phyllotretae* n. sp., a Nematode parasite of flea-beetles with some observations on its incidence. *J. Helm.*, **11**, 119-136, 1933.
OLDHAM (J. N.). — Further observations on the incidence of parasitism of flea-beetles by the Nematode *Howardula phyllotretae*. *J. Helm.*, **13**, 163-166, 1935.
PAILLOT (A.). — *Perezia legeri* sp. n. microsporidie nouvelle, parasite des chenilles de *Pieris brassicae*. C. *R. Soc. Biol.*, **81**, 187, 1918.
PAILLOT (A.). — On the natural equilibrium of *Pyrausta nubilalis* HUBN. *Int. Corn Borer Invest., Sci. Repts.*, **1**, 77-106, 1928.
PARKER (H. L.) et THOMPSON (W. R.). — Contribution to the study of hibernation in the larvae of European Corn-Borer (*Pyrausta nubilalis* HBN.). *Ent. Soc. Amer. Ann.*, **20**, 10-22, 1927.
PARKER (H. L.), BERRY (P. A.) et SILVERIA (A.). — Vegetable Weevils and their natural enemies in Argentina and Uruguay. *U. S. D. A., Techn. Bull.*, nº 1016, 28 p., 1950.
PARKER (J. R). — Some effects of temperature and moisture upon *Melanoplus mexicanus mexicanus* SAUSS. and *Cannula pellucida* SCUDDER (*Orthoptera*). *Bull. Montana Agr. Exp. Sta.*, nº 223, 1930.
PARSONS (P. S.) et ULLYETT (G. C.). — Investigations on *Trichogramma lutea* GIR. as a parasite of cotton Bollworm *Heliothis obsoleta* FAHR. *Bull. Ent. Res.*, **27**, 219-235, 1936.
PAYNE (O. G. M.). — On the life history and structure of *Telephorus lituratus* FALL., *J. Zool. Res.*, **1**, 4-32, 1916.
PAYNE (N. M.). — A parasitic Hymenopteron as a vector of an insect disease. *Ent. News*, **44**, 22, 1933.
PEMBERTON (C. E.) et WILLARD (H. F.). — Interrelations of fruit-fly parasites in Hawaii. *J. Agric. Res.*, **12**, 285-295, 1918.

PIATAKOVA (V. L.). — Les Altises (en russe). *Bull. Mleev Hort. Exp. St.*, **11**, 1-75, 1928.

PICARD (F.) et RABAUD (E.). — Sur le parasitisme externe des Braconides. *Bull. Soc. Ent. Fr.*, 266-269, 1914.

PICARD (F.). — La faune entomologique du Figuier. *Ann. Epiph.*, **6**, 34-174, 1919.

PICARD (F.). — Recherches sur la biologie de l'Altise de la Vigne. (*Haltica ampelophaga* GUER.). *Ann. Epiph.*, **12**, 177-196, 1926.

PICTET (A.). — Diapauses embryonnaires, larvaires et nymphales chez les Lépidoptères. *Bull. Soc. Lepid. Genève*, **35**, 45-127, 1906.

PIERCE (W. D.). — Studies of parasites of the Cotton Boll Weevil. *U. S. Bur. Ent. Bull.*, **73**, 1-63, 1908.

PIERCE (W. D.). — On some phases of parasitism displayed by insects enemies of Weevils. *J. Ec. Ent.*, **3**, 451-458, 1910.

PLOTNIKOV (V.). — Sur la biologie de *Bupalus piniarius* L. et de quelques-uns de ses parasites (en russe). *Ent. Oboz.*, **14**, 23-43, 1914.

PREBBLE (M. L.). — The diapause and related phenomena in *Gilpinia polytoma* HARTIG. *Canad. J. Res.*, (D), **19**, 295-454, 1941.

RISBEC (J.). — Contribution à l'étude des parasites du Charançon du Colza (*Ceuthorrhynchus assimilis* PAYK.). *Rev. Path. Veg. Ent. Agric.*, **32**, 37-43, 1953.

ROGERS (E.). — The effect of temperature on the oxygen consumption of an insect, *Melanoplus differentialis*. *Physiol. Zool.*, **2**, 275-283, 1929.

ROSENBERG (H. T.). — The biology and distribution in France of the larval parasites of *Cydia pomonella* L. *Bull. Ent. Res.*, **35**, 201-256, 1934.

ROSENBERG (H. T.). — A study of the colonization of *Aphelinus mali* HALD. *Trans. R. Ent. Soc. London*, **82**, 415-420, 1934.

ROZSYPAL (J.). — Ein Beitrag zur Kenntnis des Mohnwurzelrüsslers (*Stenocarus fuliginosus* MARSH.). *Folia Ent. Brno*, **4**, 34-60, 1941.

SALT (G.). — Parasites of the wheat-stem Sawfly, *Cephus pygmaeus* L. in England. *Bull. Ent. Res.*, **22**, 479-545, 1931.

SALT (G.). — Superparasitism by *Collyria calcitrator* GRAV. *Bull. Ent. Res.*, **23**, 211-216, 1932.

SALT (G.). — Experimental studies in insect parasitism. I. Introduction and technique. II. Superparasitism. *Proc. Roy. Soc. London* (B), **114**, 450-476, 1934. III. Host Selection. *Proc. Roy. Soc. London* (B), **117**, 413-435, 1935. IV. The effect of superparasitism on populations of *Trichogramma evanescens*. *J. Exp. Biol.*, **13**, 363-375, 1936. V. The sense used by *Trichogramma* to distinguish between parasitized and unparasitized hosts. *Proc. Roy. Soc. London* (B), **122**, 57-75, 1937. VI. Host suability. *Bull. Ent. Res.*, **29**, 223-246, 1938.

SCHEIDING (V.). — Untersuchungen zur Biologie des Kohlgallrüsslers *Ceuthorrhynchus pleurostigma* MARSH. *Z. Ang. Ent.*, **39**, 186-228, 1956.

SCHNEIDER (F.). — Beitrag zur Kenntnis der Generationsverhältnisse und Diapause räuberischer Schwebfliegen (*Syrphidae, Dipt.*). *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.*, **21**, 249-285, 1948.

SCHNEIDER (F.). — Die Abwehrreaktion des Insektenblutes und ihre Beeinflussung durch die Parasiten. *Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zurich*, **95**, 22-44, 1950.

SCHNEIDER (F.). — Die Entwicklung des Syrphidenparasiten *Diplazon fissorius* GRAV. (*Hym. Ichneumonidae*) in uni-, oligo- and polyvoltinen Wirten und sein Verhalten bei parasitärer Aktivierung der Diapause-Larven durch *Diplazon pectoratorius* GRAV. *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.*, **23**, 155-194, 1950.

SCHNEIDER (F.). — Einige physiologische Beziehungen zwischen Syrphiden Larven und ihren Parasiten. *Z. Ang. Ent.*, **33**, 150-162, 1951.

SCHUTZE (K. T.) et ROMAN (A.). — Schlupwespen. *Isis Budissina, Bautzen*, **12**, 12 p., 1931.

SCHWERDTFEGER (F.). — Uber die Ursachen des Massenwechsels der Insekten. *Z. Ang. Ent.*, **28**, 254-303, 1942.

SEITNER (M.). — Beobachtungen und Erfahrungen aus dem Auftreten des achtzähnigen Fichtenborkenkäfers *Ips typographus* L. in Oberösterreich und Steiermark in den Jahren 1921 bis einschliesslich 1923. *Zentralbl. f. d. ges. Forstw.*, **30**, 2-23, 1924.

SICHEL. — Larves de deux espèces de Braconides éclos de *Timarcha tenebricosa* ; observations à ce sujet. *Ann. Soc. Ent. Fr.*, p. 57, 1854.

SIMMONDS (F. J.). — The occurrence of superparasitism in *Nemeritis canescens* GRAV. *Rev. Canad. Zool.*, **2**, 15-58, 1943.

SMITH (H. S.). — An attempt to redefine the host relationships exhibited by entomophagous insects. *J. Ec. Ent.*, **9**, 477-486, 1916.

SMITH (H. S.). — The role of the biotic factors in the determination of population densities. *J. Ec. Ent.*, **28**, 873-898, 1935.

SMITH (H. S.) et FLANDERS (S. E.). — Is *Trichogramma* becoming a fad ? *J. Ec. Ent.*, **24**, 666-672, 1931.

SMITH (K. M.). — A study of *Hylemyia brassicae* BCHÉ, the cabbage root-fly and its parasites with notes on some other dipterous pests of cruciferous plants. *Ann. Appl. Biol.*, **14**, 312-330, 1927.

SMITH (O. J.). — Biology and behaviour of *Microctonus vittatae* MUES. (*Braconidae*) with descriptions of its immature stages. *Univ. Calif. Publ. Ent., Berkeley*, **5**, 315-344, 1952.

SMITH (O. J.) et PETERSON (A.). — *Microctonus vittatae*, a parasite of adult flea-beetles and observations on hosts. *J. Ec. Ent.*, **43**, 581-585, 1951.

SMITH (O. J.) et LANGSTON (R. L.). — Continuous laboratory propagation of western Grape leaf skeletonizer and parasites by prevention of diapause. *J. Ec. Ent.*, **46**, 477, 1953.

SOLOMON (M. E.). — Dynamics of insect population. *Ann. Rev. Ent.*, **2**, 121-142, 1957.

SPENCER (H.). — Biology of the parasites and hyperparasites of Aphids. *Ent. Soc. Amer. Ann.*, **19**, 119-153, 1926.

SPEYER (W.). — Der Kohlblattrüssler (*Ceuthorrhynchus Leprieuri-Rübsaameni* KOLBE). *Mitt. Biol. Reichsanst. f. Land- u. Forstw.*, **21**, 189-194, 1921.

SPEYER (W.). — Kohlschotenrüssler (*C. assimilis* PAYK.), Kohlschotenmücke (*Dasyneura brassicae* WINN.) und ihre Parasiten. *Arb. Biol. Reichsanst. f. Land- u. Forstw.*, **12**, 79-108, 1925.

SPEYER (W.). — *Perilitus melanopus* RUTHE (*Hym. Brac.*) als Imaginalparasit von *C. quadridens* PANZ. *Z. Angew. Ent.*, **11**, 132-146, 1925.

STEENBURGH (W. E. van) et BOYCE (H. R.). — The simultaneous propagation of *Macrocentrus ancylivorus* and *Ascogaster carpocapsae* on the peach moth *Laspeyresia molesta* BUSK. : a study in multiple parasitism. *Ann. Rep. Ent. Soc. Ontario*, 476, 1937.

STEINHAUS (E. A.). — Bacterial infections of potato tuber moth larvae in an insectary. *J. Ec. Ent.*, **38**, 718-719, 1945.

STEINHAUS (E. A.). — Principles of insect pathology. Mc Graw Hill, New York, 757 p., 1949.

STRICKLAND (E. H.). — Biological notes on parasites of prairie Cutworms. *Canada Dep. Agric. Ent. Branch Bull.*, **22**, 40 p., 1923.

TAYLOR (J. S.). — Report on cotton insect and disease investigations. II. Notes on the american Bollworm (*Heliothis obsoleta* FABR.) on cotton and on its parasite (*Microbracon brevicornis* WESM.). *Un. South Afr. Dep. Agr., Sci. Bull.*, **113**, 18 p., 1932.

THALENHORST (W.). — Die Koinzidenz als gradologisches Problem. *Z. Ang. Ent.*, **32**, 1-48, 1950.

THEODORIDES (J.). — Contribution à l'étude des parasites et phorétiques des Coléoptères terrestres. *Vie et Milieu*, suppl. **4**, 310 p., 1955.

THOMPSON (W. R.). — La théorie mathématique de l'action des parasites entomophages et le facteur du hasard. *Ann. Fac. Sci. Marseille*, **2**, 69-89, 1924.

THOMPSON (W. R.). — On natural control. *Parasitology*, **21**, 269-281, 1929.

THOMPSON (W. R.). — Reactions of the phagocytes of Arthropods to their internal insect parasites. *Nature*, **125**, 565-566, 1930.

THOMPSON (W. R.). — A catalogue of the parasites and predators of insects pests. *Imp. Parasite Service*, Belleville, Canada, 1943-48.

THOMPSON (W. R.). — The fundamental theory of natural and biological control. *Ann. Rev. Ent.*, **1**, 379-402, 1956.

THOMPSON (W. R.) et PARKER (H. L.). — The morphology and biology of *Eulimneria crassifemur*, an important parasite of the European Corn Borer. *J. Agric. Res.*, **40**, 321-345, 1930.

THORPE (W. H.) et JONES (G. W.). — Olfactory conditioning in a parasite insect and its relation to the problem of host selection. *Proc. Roy. Soc. London* (B), **124**, 56-81, 1937.

TIMBERLAKE (P. H.). — A study of the biology of *Limnerium validum* CRESSON. *U. S. D. A. Ent. Techn. Ser.*, **19**, 71-92, 1912.

TIMBERLAKE (P. H.). — Preliminary report on the parasites of *Coccus hesperidum* in California. *J. Ec. Ent.*, **6**, 293-303, 1913.

TIMBERLAKE (P. H.). — Note on an interesting case of two generations of a parasite reared from the same individual host. *Canad. Ent.*, **48**, 89-91, 1916.

TIMBERLAKE (P. H.). — Notes on some of the immigrant parasite *Hymenoptera* of the Hawaïan Islands. *Proc. Haw. Ent. Soc.*, **3**, 399-404, 1918.

TOTHILL (J. D.). — The natural control of the fall Webworm (*Hyphantria cunea* DRURY) in Canada. *Canada Dep. Agr. Techn. Bull.*, **3**, 107 p., 1922.

TRABUT (L.). — Le champignon des Altises (*Sporotrichum globuliferum*). *C. R. Ac. Sci.*, Paris, **75**, 359, 1898.

TROUVELOT (B.). — Recherches de biologie appliquée sur la Teigne des Pommes de terre et ses parasites. *Ann. Epiph.*, **10**, 1-82, 1924.

TULLGREN (A.). — En lömsk fiende till var vän nyckelpigan. *Ent. Tidskr.*, 95-98, 1916.

ULLYETT (G. C). — Host selection by *Microplectron fuscipennis* ZETT. (*Chalcididae, Hymenoptera*). *Proc. Roy. Soc. London* (B), **120**, 253-291, 1936.

ULLYETT (G. C.). — Distribution of progeny by *Chelonus texanus* CRESS. *Canad. Ent.*, **81**, 25-44, 1949.

ULLYETT (G. C.). — Distribution of progeny by *Cryptus inornatus* PRATT. *Canad. Ent.*, **81**, 285-299, 1949 ; **82**, 1-11, 1950.

URBAN (C.). — Die Nahrungspflanzen des *Ceuthorrhynchus*. *Ent. Blätter*, **17**, 19-22, 1921.

VARLEY (G. C.) et BUTLER (C. G.). — The acceleration of development of insects by parasitism. *Parasitology*, **25**, 263-268, 1933.

VARLEY (G. C). — On the search of hosts and the egg distribution of some chalcid parasites of the knapweed gall-fly. *Parasitology*, **33**, 47-66, 1941.

VARLEY (G. C.). — The natural control of population balance in the knapweed gall-fly (*Urophora jaceana*). *J. An. Ecol.*, **16**, 139-187, 1947.

VARLEY (G. C.). — Ecology as an experimental science. *J. An. Ecol.*, **26**, 251-261, 1957.

VARLEY (G. C.) et ROY (L. E.). — The bearing of parasite behaviour on the dynamics of insect host and parasite population. *J. An. Ecol.*, **26**, 471-477, 1957.

VERHOEFF (K. W.). — Zur Entwicklung, Morphologie und Biologie der Vorlarven und Larven der Canthariden. *Arch. Naturg.*, **83** (A), 102-140, 1917.

VOLTERRA (V.). — Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie. *Cah. Scient.*, Gauthiers-Villard, Paris, vol. 7, 1931.

WALKER (M. G.). — A mathematical analysis of superparasitism by *Collyria calcitrator* GRAV. *Parasitology*, **29**, 477-503, 1937.

WEISS (H. A. von). — Beiträge zur Biologie und Bekämpfung wichtiger Olfruchtsschädlinge. Zur Biologie und Bekämpfung von *Ceuthorrhynchus assimilis* PAYK. und *Meligethes aeneus* FBR. *Monogr. Ang. Ent.*, **14**, 131 p., 1940.

WILDE (J. de). — Aspects of diapause in adult insects with special regard to the Colorado Potato Beetle, *Leptinotarsa decemlineata* SAY. *Arch. neerl. Zool.*, **10**, 375-385, 1954.

WILLIAMS (C. M.). — Physiology of insect diapause. X. An endocrine mechanism for the influence of temperature on the diapausing pupa of *Cecropia* Silkworm. *Biol. Bull.*, **110**, 201-218, 1956.

WISHART (G.). — *Aplomyia caesar* ALDRICH, a tachinid parasite of the european corn borer. *Canad. Ent.*, **77**, 157-167, 1945.

WOLFF (M.) et KRAUSE (A.). — Beiträge zur Kenntnis der Biologie von Olfruchtsschädlingen, insbesondere über der Anteil von *Ceuthorrhynchus assimilis* PAYK. verursachten, fälschlich dem *Meligethes aeneus* F. zugeschriebenen Schäden. *Arch. Naturg.*, **91** (A), 1-45, 1926.

YAKHONTOV (V. V.). — Le Charançon de la Luzerne ou *Phytonomus* (*P. variabilis* HBST.) (en russe). *Demy*, 8 *vo*, Moscou, 240 p., 1934. R. A. E. (A), **22**, 334-336, 1934.

TABLE DES MATIÈRES DE L'ANNÉE 1960

I. — MÉMOIRES ORIGINAUX.

ANGLADE (P.). — Incidences des façons culturales et des traitements chimiques sur les populations larvaires d'élaterides (*Agriotes* ssp) 297
ANSELME (C.). — Recherches sur le Pasmo des Lins à huile 201
BIGOT (Cl.). — Observations sur *Gloeosporium fructigenum* BERK et sur deux parasites, responsables de pourritures de Pommes en cours de conservation 18
BONFILS (J.) et SCHVESTER (D.). — Les Cicadelles (*Homoptera Auchenorhyncha*) dans leurs rapports avec la vigne dans le sud-ouest de la France 325
FREZAL (P.). — Essai de lutte généralisée contre la mouche méditerranéenne (*Ceratitis capitata* WIED) à l'aide d'appats insecticides 5
GROSCLAUDE (C.). — Le plomb des arbres fruitiers 397
GUENNELON (Mme G.) et AUDEMARD (H.). — La Pyrale du Maïs, *Ostrinia* (*Pyrausta*) *nubilitis* HBN (Lépidoptères *Pyralidae*) dans la Basse Vallée du Rhône : Observations écologiques ; incidences économiques) 337
GUILLEMAT (J.) et BIGOT (C.). — Microflore fongique d'un sol du Puy-de-Dôme et de la rhizosphère de l'Ail. Incidence du traitement des cayeux contre *Sclerotium cepivorum* BERK sur cette microflore 217
GUILLEMAT (J.), CHARPENTIER (M.), TARDIEUX (P.) et POCHON (J.). — Interactions entre une chloro-amino-triazine herbicide et la microflore fongique et bactérienne du sol 261
GUYOT (L.) et MASSENOT (M.). — Observations et expérimentations sur la Rouille noire des céréales et des graminées au cours des années 1957 et 1958 153
HURPIN (B.). — Recherches sur l'alimentation des Vers blancs ou larves de Melolontha Melolontha L. (Coléopt. *Scarabeidae*).. 35
HURPIN (B.). — L'Insectarium de La Minière 423
JOURD'HEUIL (P.). — Influence de quelques facteurs écologiques sur les fluctuations de population d'une biocénose parasitaire . 445
LEGAY (J. M.). — Physiologie du Ver à soie (suite) 81
MOLOT (F.). — Un nouvel *Helminthosporium* sur maïs dans le Bassin parisien. Étude mycologique 251

RICOU (Mme G.). — Méthodes d'élevages au Laboratoire de quelques Cicadelles vivant sur graminées 419
SUTIC (D.). — Élimination des réactions non spécifiques au cours du diagnostic sérologique des virus de la Tomate 145

II. — CHRONIQUE DES LIVRES.

BEAUMONT (A.). — Diseases of farm crops 143
HERTING (B.). — Biologie der westpalaarktischen Raupenfliegen. Dipt. *Tachinidae* 257
X... British weed control council. 1958 143
X... Les désherbants chimiques 143

Imprimerie BUSSIÈRE à Saint-Amand (Cher), France. — 24-2-1961.
Dépôt légal : 1er trimestre 1961 *N° d'impression : 468*

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

149, rue de Grenelle, PARIS-VII^e^. Tél. : INV 41.09.
Directeur : H. FERRU

Conseil Supérieur de la Recherche Agronomique

Président..... M. le Ministre de l'Agriculture.
Vice-Président ..... M. le Professeur LEMOIGNE, membre de l'Institut.

Comité Permanent de la Recherche Agronomique

Président..... M. le Professeur LEMOIGNE.
Membres ..... MM. les Professeurs BRESSOU, TERROINE.
Le Directeur de l'Institut National de la Recherche Agronomique,
L'Inspecteur général de la Recherche Agronomique,
Les Directeurs centraux de Recherches.

Rédaction des Annales

Pour l'ensemble des Séries : M. BUSTARRET, Inspecteur général de la Recherche Agronomique.

Agronomie. — M. BOISCHOT, Directeur de la Station centrale d'Agronomie.

Physiologie Végétale. — M. COÏC, Directeur de la Station centrale de Physiologie végétale.

Amélioration des Plantes. — M. MAYER, Directeur de la Station centrale de Génétique et Amélioration des Plantes.

Épiphyties. — M. DARPOUX, Directeur de la Station centrale de Pathologie végétale.
M. TROUVELOT, Directeur de la Station centrale de Zoologie agricole,
M. VIEL, Directeur du Laboratoire de Phytopharmacie.

Abeille. — M. CHAUVIN, Directeur de la Station de Recherches apicoles de Bures-sur-Yvette.

Zootechnie. — M. BUSTARRET, Inspecteur général de la Recherche Agronomique,
M. A.-M. LEROY, Professeur à l'Institut National Agronomique.

Technologie agricole. — M. FLANZY, Directeur de la Station centrale de Technologie des produits végétaux,
M. MOCQUOT, Directeur de la Station centrale de Technologie des produits animaux.

ADMINISTRATION ET SECRÉTARIAT DE LA RÉDACTION :
149, rue de Grenelle, PARIS-VII^e^. Tél. INV 41.09.

TARIF DES ABONNEMENTS POUR 1961

	FRANCE	ÉTRANGER	LE N°
ANNALES AGRONOMIQUES	50 NF	56 NF	9 NF 50
ANNALES DE PHYSIOLOGIE VÉGÉTALE	30 NF	34 NF	8 NF
ANNALES DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES	35 NF	39 NF	9 NF 50
ANNALES DES ÉPIPHYTIES	35 NF	39 NF	9 NF 50
ANNALES DE L'ABEILLE	20 NF	22 NF	6 NF 50
ANNALES DE ZOOTECHNIE	40 NF	44 NF	11 NF
ANNALES DE TECHNOLOGIE AGRICOLE	35 NF	39 NF	9 NF 50
ANNALES DE BIOLOGIE ANIMALE	40 NF	44 NF	11 NF

Chaque demande de changement d'adresse doit être accompagnée de 0,40 NF en timbres-poste.

Les demandes d'abonnements et commandes d'ouvrages doivent être adressées au Régisseur des Publications de l'Institut National de la Recherche Agronomique, 149, rue de Grenelle, PARIS-VII^e^. C. C. P. : PARIS, 9064-43. Elles peuvent être également souscrites par l'intermédiaire de libraires dans les conditions habituelles.

TABLE DES MATIÈRES

JOURD'HEUIL (P.). — Influence de quelques facteurs écologiques sur les fluctuations de population d'une biocénose parasitaire 445

TABLE DES MATIÈRES DE L'ANNÉE 1960..... 659

X 009.136